



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências
Campus Litoral Paulista



**MODELAGEM DO CRESCIMENTO DE MEXILHÕES *Perna*
perna NA REGIÃO COSTEIRA DA PLATAFORMA
CONTINENTAL SUDESTE DO BRASIL**

Tan Tjui-Yeuw

**São Vicente - SP
2020**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências
Campus Litoral Paulista



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Biociências
Campus Litoral Paulista

MODELAGEM DO CRESCIMENTO DE MEXILHÕES *Perna perna*
NA REGIÃO COSTEIRA DA PLATAFORMA CONTINENTAL
SUDESTE DO BRASIL

Candidato: Tan Tjui-Yeuw

Orientador: Prof. Dr. Roberto Fioravanti Carelli Fontes

Co-orientador: Prof. Dr. Fabio Stucchi Vannucchi

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências,
Campus do Litoral Paulista, UNESP, para obtenção
do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação
em Biodiversidade de Ambientes Costeiros.

São Vicente - SP

Março 2020

T161m

Tan, Tjui Yeuw

MODELAGEM DO CRESCIMENTO DE MEXILHÕES Perna perna NA
REGIÃO COSTEIRA DA PLATAFORMA CONTINENTAL SUDESTE DO
BRASIL / Tjui Yeuw Tan. -- São Vicente, 2020

59 p. : il., mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto
de Biociências, São Vicente

Orientador: Roberto Fioravanti Carelli Fontes

Coorientador: Fabio Stucchi Vannucchi

1. Bioenergética. 2. Metabolismo. 3. Mexilhão. 4. Sensoriamento remoto. 5.
Maricultura. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São
Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ABSTRACT: The Dynamic Energy Budget theory (DEB) provides a systemic framework for understanding metabolic processes, represented by energy dynamics throughout an organism's growth and development. We divide this work into three chapters, where the first one explains the mathematical processes involved in growth within the DEB model. The second chapter details an application of the DEB model to assess growth potential, identifying optimum regions for the brown mussel *Perna perna*'s development throughout the coastal Southeastern Brazilian Shelf. This region has specific oceanographic and geomorphologic conditions, and its coast is influenced by local continental water and organic matter output. We gathered ecophysiological parameters in the literature relevant to our model and performed a parameter exploration to understand how these parameters interact with different environmental conditions. The DEB model is then applied using regional environmental parameters. Our results highlight regions where the organism's metabolism performs in a consistent optimum along the coast. We discuss the social-ecological implications from our simulations and recommend the method to obtain a spatial perspective for the mussel farming efficiency, allowing us to emphasize the ecosystem services provided by this organism. The third and last chapter is a general conclusion from this theme, where we point out the importance of spatializing metabolic data to understand ecological systems and project scenarios that strengthens resource management in a dynamic environment.

Keywords: ecophysiology, metabolism, dynamic energy budget, *Perna perna*, sustainable aquaculture

RESUMO: A teoria do Balanço Energético Dinâmico (DEB, do inglês “*Dynamic Energy Budget*”) proporciona uma forma sistêmica de compreender processos metabólicos por meio da dinâmica energética envolvida no desenvolvimento e crescimento de organismos. Dividimos este trabalho em três capítulos, na qual a base teórica do modelo é o primeiro capítulo, descrevendo os processos matemáticos envolvidos no crescimento de organismos dentro da teoria DEB. O segundo capítulo é uma aplicação do modelo DEB para avaliar o potencial de crescimento através de regiões ótimas para o metabolismo de mexilhões *Perna perna* na costa da Plataforma Continental Sudeste do Brasil. Essa região possui condições geomorfológicas e oceanográficas específicas e a região costeira é influenciada pela água continental e material orgânico proveniente da região. Levantamos parâmetros ecofisiológicos relevantes ao modelo disponíveis na literatura e fizemos simulações controladas para compreender a dinâmica dos parâmetros estudados em condições ambientais distintas. Aplicamos um modelo de DEB com os as variáveis ambientais regionais, evidenciando regiões onde o metabolismo do organismo tem uma performance ótima e consistente ao longo da costa. Discutimos as implicações socioecológicas dessas simulações, e recomendamos o método para obter uma perspectiva espacial da eficácia do cultivo de mexilhões para fins de ressaltar os serviços ecossistêmicos prestados por esses organismos. O terceiro e último capítulo é uma conclusão geral sobre este tema, no qual ressaltamos a importância da espacialização de dados metabólicos para entender os sistemas ecológicos e projetar cenários que fortaleçam o manejo de recursos em um futuro dentro de um ambiente dinâmico.

Palavras-chave: ecofisiologia, metabolismo, balanço energético dinâmico, *Perna perna*, aquicultura sustentável

Sumário

INTRODUÇÃO	1
CAPÍTULO 1 – CRESCIMENTO NA TEORIA DEB	3
1. O Balanço Energético Dinâmico.....	4
2. Base teórica do modelo DEB.....	6
3. Descrição matemática do crescimento no DEB.....	8
3.1 Ingestão e assimilação.....	9
3.2 Dinâmica da reserva	10
3.3 Regulação Kappa e manutenção somática.....	12
3.4 Expressão matemática do crescimento no DEB	12
3.5 Crescimento de von Bertalanffy	13
3.6 Correções de temperatura	16
4. Ecofisiologia de bivalves do contexto do DEB.....	17
CAPÍTULO 2 – “ <i>Spatialized Metabolism: Combining remote sensing and bioenergetics to assess physiological performance potential in mussels</i> ”	21
Abstract	23
Introduction.....	24
Methods	26
Dynamic Energy Budget	26
Local parameter	30
Parameter exploration for <i>P. perna</i>	31
Study region.....	31
Regional mussel growth performance.....	33
Results and discussion.....	34
Local parameter	34

Parameter exploration for <i>P. perna</i>	36
Regional mussel growth performance.....	38
Conclusion.....	46
CAPÍTULO 3 - CONCLUSÕES GERAIS.....	47
REFERÊNCIAS.....	49

INTRODUÇÃO

Os relatórios do painel intergovernamental da biodiversidade e serviços ecossistêmicos (IPBES, do inglês “*Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*”) vêm apontando a relevância de cenários modelados para compreender a complexidade envolvida nos processos ecossistêmicos e projetar possíveis cenários para o futuro (Hof et al., 2016). Com o avanço e disseminação da capacidade de processamento de dados em grande volume e aumento da disponibilidade aberta desses dados, criou-se uma grande demanda para teorias capazes de processar essa informação no intuito transformá-la em conhecimento sobre o funcionamento de nossos sistemas ecológicos em larga escala (Marquet et al., 2014).

Modelos biológicos que integram conceitos termodinâmicos demonstram que a eficiência energética pode ser incorporada de modo a elucidar como a energia presente em ecossistemas influencia fenômenos que variam desde especiação, até comportamentos migratórios de aves (Harte et al., 2009; Somveille et al., 2018). Parece lógico sob o ponto de vista evolutivo afirmar que organismos que se desenvolvem em um ambiente complexo e competitivo, dentro de uma dinâmica constante, tendem a se estruturar de forma a otimizar o uso de sua energia.

Além de fenômenos evolutivos, muitos desses modelos também abordam o metabolismo de organismos individuais. De um ponto de vista de organização de sistemas, a modelagem matemática de um indivíduo apresenta uma vantagem estratégica, pois conecta os mecanismos fisiológicos aos sistemas ecológicos, possibilitando o estudo de balanço de massa e energia em um sistema com sentido biológico. Um indivíduo também é um componente afetado diretamente pelas pressões de seleção natural, que interage com o seu ambiente e com outros indivíduos através de seu comportamento (Kooijman, 2009).

Neste trabalho, adotamos o modelo de Balanço Energético Dinâmico, que representa a dinâmica energética de um organismo enquanto indivíduo, para uma aplicação no crescimento do mexilhão *Perna perna*. Diferente de outros modelos fisiológicos como o “Escopo para Crescimento” (do inglês, “*Scope for Growth*”) (Smaal and Widdows, 1994), que também é comumente aplicado em bivalves e avalia a energia

disponível para o crescimento do organismo, o modelo que usamos, desenvolvido por Kooijman (2009, 1986), integra o metabolismo do indivíduo em diferentes ciclos de vida através da quantificação teórica da massa ou fluxos de energia direcionadas para reserva, reprodução, amadurecimento, crescimento e manutenção. Esses fluxos de energia ou massa dependem basicamente de parâmetros específicos de cada espécie, e variações do modelo podem ser implementadas para representar especificidades do ciclo de vida de determinado grupo, ingestão de alimento, e o efeito da temperatura no metabolismo do indivíduo.

A teoria do Balanço Energético Dinâmico auxilia a compreensão das dinâmicas energéticas em sistemas ecológicos, pois possibilita integrar conhecimento do metabolismo de organismos a aspectos ecológicos associados. Além disso, conta com mais de 1000 espécies com parâmetros catalogados que variam desde fósseis a organismos abissais raramente vistos (Augustine and Kooijman, 2019; Baas et al., 2018). Também conta com uma base de dados chamada de “*Add my Pet*”, de livre acesso para extrair os parâmetros de animais catalogados no modelo DEB (Marques et al., 2018).

No primeiro capítulo dessa dissertação, abordamos um desenvolvimento básico da teoria, contextualizando as ideias fundamentais, descrevendo matematicamente o crescimento de organismos em função das variações de temperatura. Também abordamos sobre alguns processos ecofisiológicos regulatórios associados às variações nas condições ambientais de bivalves.

O Capítulo II é escrito em forma de manuscrito para artigo científico submetido no periódico científico *Remote Sensing of Environment*, intitulado “*Spatialized Metabolism: Combining remote sensing and bioenergetics to assess physiological performance potential in mussels*”.

E por fim, no Capítulo III apontamos as conclusões gerais relacionadas às aplicações práticas dos métodos empregados e os resultados obtidos nessa dissertação.

CAPÍTULO 1 – CRESCIMENTO NA TEORIA DEB

1. O Balanço Energético Dinâmico

O modelo de Balanço Energético Dinâmico (do inglês DEB, para “*Dynamic Energy Budget*”) foi proposto por Kooijman (2009, 1986) para descrever matematicamente os processos bioenergéticos envolvidos no desenvolvimento, reprodução e metabolismo de organismos vivos. Daqui em diante, usaremos a notação “DEB”, em inglês, para que não haja divergências com sua literatura de origem.

Este modelo determinístico tem como fundamento os processos causais que ocorrem no metabolismo de um organismo, e contrasta com modelos puramente empíricos, baseados apenas em correlações e dados experimentais. Ele propõe o entendimento de processos generalizados do metabolismo de organismos como sistemas complexos, formados por um conjunto de componentes interdependentes determinados por fluxos de matéria e energia, que interagem internamente e com seu ambiente externo. Tais processos são capazes de conectar as dinâmicas internas do indivíduo às taxas de crescimento e reprodução através de estimativas do seu potencial metabólico. Ao mesmo tempo, o modelo pressupõe consistência com dados empíricos provenientes de outras áreas do conhecimento científico como a termodinâmica, física, química e teoria da evolução (Sousa et al., 2010).

Um possível ponto de partida para a construção da teoria do DEB é o chamado modelo padrão, o ‘*standard DEB model*’, baseado em um organismo genérico isomórfico (não altera a sua forma ao longo de seu ciclo de vida). Nele, são considerados dois tipos básicos de estruturas: uma de reserva de energia que alimenta o metabolismo, e outra que constitui o organismo e requer manutenção de energia. Parte dos alimentos ingeridos por um organismo no DEB são assimilados e estocados em forma de reserva (Figura 1). Essa reserva é então mobilizada, e uma parcela fixa é alocada para o crescimento do organismo e manutenção de suas estruturas somáticas, enquanto o restante é alocado para a maturação do organismo, manutenção das estruturas reprodutivas, e reprodução propriamente dita (Kooijman, 2009). A matematização destes processos leva necessariamente à inclusão de parâmetros na teoria, como taxa de assimilação por área, ou fração de energia alocada para o crescimento e manutenção somática. Assim, uma

das principais vantagens do uso deste modelo é essa própria base nesse mecanismo genérico, que possibilita o uso da mesma estrutura de modelo para diferentes espécies, desde que se alterem os parâmetros específicos para os determinados grupos estudados e que se considerem eventuais particularidades que desviam deste modelo padrão.

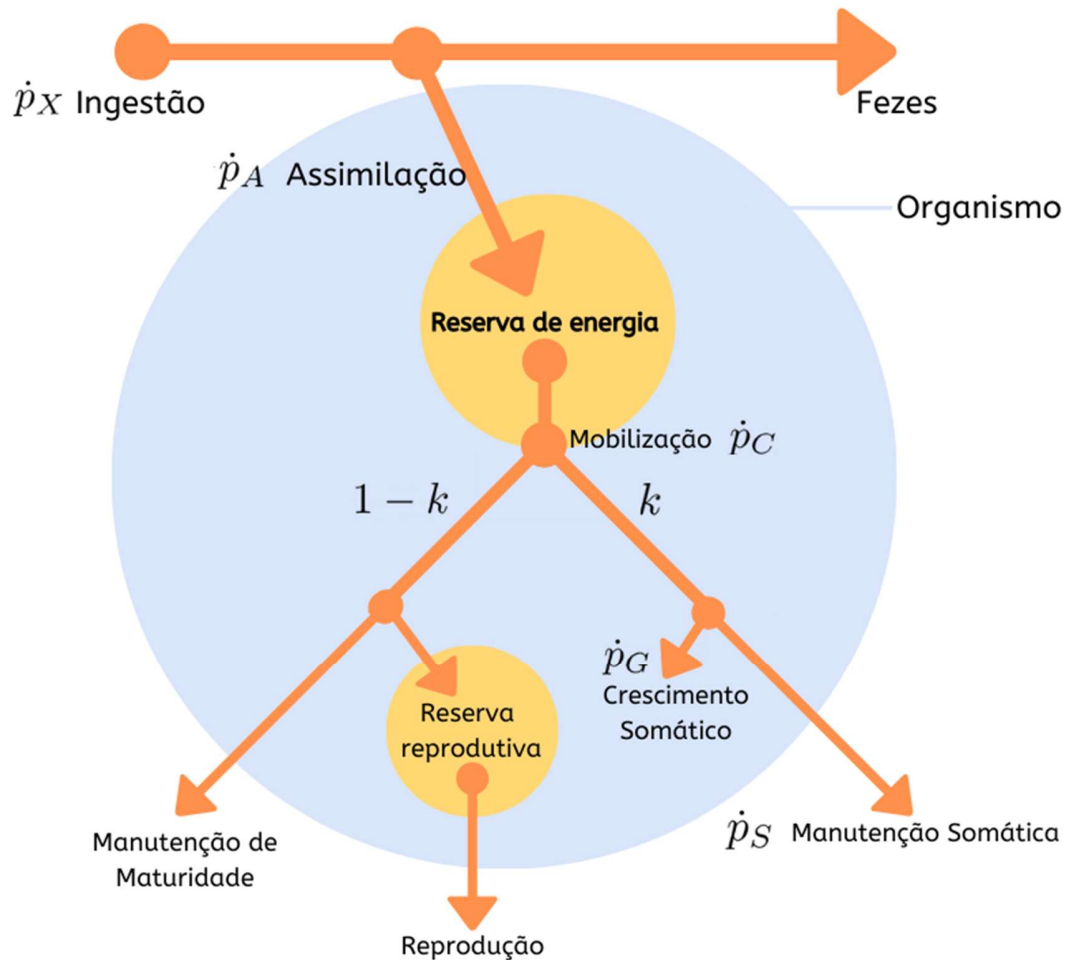


Figura 1. Representação genérica dos fluxos de energia dentro de um organismo adulto no modelo DEB padrão. Fluxo de ingestão de alimento $\dot{p}_X$, de assimilação de energia $\dot{p}_A$, de mobilização de energia da reserva (potencial catabólico) $\dot{p}_C$, de manutenção somática $\dot{p}_S$ e de energia investida em crescimento somático $\dot{p}_G$.

2. Base teórica do modelo DEB

Neste modelo, fluxos de massa e energia relevantes são representados por meio de um sistema de equações diferenciais ordinárias. O DEB pode ser desenvolvido a partir de quatro variáveis de estado, que são:

- Reserva E - um compartimento que armazena a energia e não possui um custo energético para a sua manutenção;
- Estrutura V - descrito com frequência como $L^3 = V$, onde L é o comprimento estrutural e V é o volume estrutural do organismo;
- A reserva reprodutiva E_R - que representa a energia disponível para a reprodução, e também não possui custo de manutenção; e
- O acúmulo de reserva alocada a maturação E_H - que trata do acúmulo de E_R ao longo da vida do organismo (Sousa et al., 2010).

Mesmo que essas variáveis sejam interdependentes, daremos ênfase às dinâmicas da variável de estrutura L .

Além dessas variáveis de estado, no modelo DEB padrão, *standard DEB model* (Kooijman, 2009), são consideradas as seguintes premissas:

- *Homeostase forte*: agrupamentos de componentes no metabolismo não mudam de composição e podem ser observados como compostos generalizados, por exemplo: alimento, tecido de reserva, estrutura somática e estrutura reprodutiva;
- *Homeostase fraca*: o indivíduo como um todo não muda de composição ao longo de seu desenvolvimento em ambientes com disponibilidade constante de alimento. A variação de composição é controlada pela razão entre reserva e estrutura somática, que pode variar em diferentes ambientes com diferentes disponibilidades de alimento;
- *Homeostase estrutural*: o organismo não altera seu formato durante o desenvolvimento (Isomorfo), portanto sua área de superfície é uma relação do seu

volume estrutural elevado a $2/3$, tendo implicações para a superfície disponível para absorção de alimento e a energia necessária para manter o volume do seu corpo; e

- *Homeostase de aquisição*: a alimentação do organismo é regulada pela demanda do organismo por alimento, e não a disponibilidade de alimento no ambiente.

É também de fundamental importância a premissa de homeostase termal, na qual existe um custo energético para que o organismo se mantenha a uma temperatura constante de maneira independente ao ambiente. Essa premissa é de extrema importância para organismos endotérmicos, porém esta não se aplica ao nosso caso de estudo.

Os estágios de vida de um organismo padrão na teoria DEB são divididos em três fases distintas: embrião, juvenil e adulto. Na fase de embrião, o organismo não se alimenta, não reproduz e é completamente dependente de sua reserva de energia. Na fase juvenil o organismo se alimenta, porém não reproduz. Na fase adulta, o organismo se alimenta e reproduz. Essa divisão de estágios traz implicações para dinâmica energética em cada etapa de seu desenvolvimento. A transição entre um estágio e outro é controlada pela quantidade de energia destinada à maturação ao longo da sua vida, e uma vez que um organismo atinge a fase de adulto, este mesmo fluxo é alocado para fins de reprodução e acúmulo de reserva reprodutiva (Figura 1). Quando o total de energia alocada a maturação atinge um determinado valor, o organismo transita para o próximo estágio de vida.

Apesar de boa parte da literatura associada à teoria DEB centrar-se no modelo padrão, deve-se dizer que a teoria possui uma série de extensões e variações que representam fases e particularidades de determinados organismos, ou simulações que atendem a objetivos específicos. Entre as extensões do modelo podemos mencionar o Sistema Mãe-Feto, que representa a complexidade do desenvolvimento fetal e período de lactação de animais placentários; outra variação modela a fase de pupa de insetos holometábolos, simulando uma fase onde o animal não se alimenta e usa sua reserva para o desenvolvimento da complexidade de sua estrutura e sua fase adulta sem crescimento, entre outros (Pecquerie, 2008).

Neste trabalho, utilizamos uma variação do modelo padrão do DEB que inclui uma categoria adicional na vida do organismo, de modo a reproduzir a fase larval planctônica do mexilhão *P. perna*. O nascimento no modelo DEB não necessariamente é sinônimo de “eclosão”, mas sim a fase onde o organismo começa a ingerir alimento do seu ambiente externo. A variação do modelo DEB utilizada, chamada de “aceleração do tipo *M*”, assume que na fase de “metamorfose” (entre nascimento de fase juvenil) o organismo se comporta como um “Isomorfo-V1”, na qual variações de área de superfície e volume corporal são proporcional um ao outro, em oposição a um “Isomorfo”, em que a área é proporcional ao volume elevado a 2/3. Essa forma reproduz com fidelidade o crescimento na fase larval planctônica dos bivalves, e tem sido usada para simular o seu desenvolvimento com consistência (Kooijman, 2014).

3. Descrição matemática do crescimento no DEB

A notação utilizada no DEB indica que parâmetros associados a taxas por unidade de área sejam escritos entre chaves, por exemplo, $\{p_{Am}^{\cdot}\}$ indicando o fluxo de assimilação máxima por unidade de área. Os parâmetros que indicam uma taxa por unidade de volume devem escritos entre colchetes, como $[E_G]$, indicando o custo energético para o crescimento por unidade de volume. Todos os parâmetros que indicam uma taxa variando em função do tempo são sobrescritos com pontos, como $\dot{v}$ representando a condutância de energia mobilizada da reserva em função do tempo. O ponto, portanto, não representa uma derivada temporal como acontece na mecânica clássica, $\dot{v}$ é um parâmetro que representa uma taxa de variação temporal, e não a derivada de uma função v .

Dimensões dos organismos no DEB são tratadas de forma que sejam matematicamente padronizáveis. O comprimento escalado ou físico L_S dos organismos são escolhidos a partir de alguma uma regra bem estabelecida, por exemplo, o comprimento da cabeça e corpo excluindo a cauda, ou comprimento total da concha para bivalves. Este comprimento é proporcional ao comprimento estrutural L , que é a raiz

cúbica do volume estrutural. Para converter entre um tipo de comprimento e outro, usamos um coeficiente de formato δ_M , de modo que:

$$L = \delta_M L_s \quad (3.1)$$

3.1 Ingestão e assimilação

O fluxo de ingestão p_X (Figura 1) no modelo DEB é proporcional à superfície em que o organismo está em contato com o seu ambiente externo. Ela é representada pela área estrutural do organismo L^2 multiplicada pela capacidade em que cada unidade dessa área possui de ingerir o alimento ao longo do tempo $\dot{p}_X$, apresentado matematicamente como $\dot{p}_X = L^2 \{p_X\}$.

A ingestão descrita apenas desta maneira não inclui a disponibilidade de alimento no ambiente externo. Para isso, é necessário introduzir um novo parâmetro que trata da resposta do organismo à presença de alimento no ambiente, a resposta funcional f . Existem diversas maneiras de calcular uma resposta funcional, porém a mais utilizada no DEB é a de Hollings do tipo II em sua forma mais simples. Ela é uma função hiperbólica, descrita como:

$$f = \frac{X}{X_K + X}, \quad (3.2)$$

sendo X_K é uma constante de meia saturação que indica a concentração de alimento para qual a ingestão é metade da ingestão máxima, e X é a concentração de alimento real presente no ambiente. O valor de f é adimensional, e varia entre 0 para a ausência de alimentação e 1 para uma alimentação máxima *ad libitum*. Os valores de X e X_K podem ser expressos em termos de microgramas de clorofila-*a* por litro para a aplicação em organismos marinhos que ingerem fitoplâncton. Logo, podemos dar escala à ingestão de alimento usando a resposta funcional, obtendo o fluxo de ingestão de um organismo representado por:

$$\dot{p}_X = \{\dot{p}_X\} L^2 f. \quad (3.3)$$

Este alimento pode seguir dois fluxos distintos. Um deles é ser assimilado pelo organismo, e outro é ser defecado por meio de fezes sem ser assimilado (Figura 1). A proporção de alimento que é assimilada pelo organismo em relação ao total consumido é chamada de k_X , logo, podemos dizer que $\dot{p}_A = k_X \dot{p}_X$, onde $\dot{p}_A$ é o fluxo de assimilação do alimento ingerido pelo organismo. Podemos também escrever uma equação similar a equação do fluxo de ingestão $\dot{p}_X$ para o fluxo de assimilação $\dot{p}_A$ levando em conta a superfície de absorção do organismo por unidade de área:

$$\dot{p}_A = \{\dot{p}_{Am}\} f L^2, \quad (3.4)$$

em que $\{\dot{p}_{Am}\}$ é o fluxo máximo que o organismo é capaz de assimilar seu alimento. A definição de assimilação no DEB é a transformação do alimento em reserva, dessa forma, todo o fluxo assimilado é então transformado em tecido de reserva E .

3.2 Dinâmica da reserva

A reserva é mobilizada para custear as dinâmicas funcionais do organismo, e age como um estoque que amortece os efeitos da disponibilidade variada de alimento no ambiente ao longo do tempo. O fluxo que é mobilizado da reserva é chamado de $\dot{p}_C$ (Figura 1). Ele é usado para custear a manutenção somática $\dot{p}_S$ e o crescimento somático $\dot{p}_G$, além dos fluxos de maturação reprodutiva, manutenção reprodutiva e reprodução, que não estão no escopo de nosso trabalho.

Para compreender as dinâmicas da reserva, iniciamos com uma simples equação de balanço onde $\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C$. Ou seja, a variação da reserva é a diferença entre a entrada de energia que se dá por meio da assimilação, e a saída, que é a energia efetivamente utilizada pelo organismo para diversos fins que abordamos mais adiante.

É conveniente a introdução de uma nova variável chamada densidade da reserva $[E]$, que é a razão entre a reserva E e o volume estrutural do organismo V , expresso em termos de unidade de volume, de modo que $[E] = \frac{E}{V}$.

Derivando $[E]$ substituindo $\frac{dE}{dt}$ por $\dot{p}_A - \dot{p}_C$, e considerando a taxa de crescimento relativa sendo $\dot{r} = \frac{1}{V} \frac{dV}{dt}$, podemos chegar a:

$$\frac{d[E]}{dt} = [\dot{p}_A] - [\dot{p}_C] - [E]\dot{r} \quad (3.5)$$

Se um organismo cresce e aumenta o seu volume em condições onde sua reserva se mantém estável sua densidade de reserva é diluída ao longo de um volume maior. Usando a premissa da homeostase fraca, introduzindo uma premissa de que a mobilização da reserva independe da disponibilidade de alimento e outra que diz se um organismo particiona os seus tecidos de reserva, a mobilização será proporcional para todos os compartimentos, Kooijman (2009) é capaz de concluir que:

$$[\dot{p}_C] = [E] \left(\frac{\dot{v}}{L} - \dot{r} \right), \quad (3.6)$$

onde $\dot{v}$ é um novo parâmetro de condutância de energia da reserva. Considerando condições constantes de alimentação, e substituindo $[\dot{p}_C]$ na Equação (3.5), obtemos o seguinte:

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (\{\dot{p}_{Am}\} f - [E]\dot{v}), \quad (3.7)$$

que descreve as dinâmicas da reserva. Essa equação é importante para alcançar as dinâmicas do crescimento no DEB, que abordaremos mais adiante.

3.3 Regulação Kappa e manutenção somática

A regra Kappa no DEB fala sobre a alocação de energia após o fluxo de $\dot{p}_C$ ser mobilizado da reserva. A regra dita que sempre haverá uma proporção fixa κ que será alocada para manutenção somática e crescimento, enquanto o restante desta proporção $1 - \kappa$ é alocada para desenvolvimento reprodutivo, reprodução e manutenção das estruturas reprodutivas (Figura 1). A energia pertencente ao custo da manutenção de estruturas (seja somático, ou reprodutivo) é sempre custeada com prioridade. Sendo assim, da fração k , a manutenção somática $\dot{p}_S$ é custeado primeiramente, e a diferença é alocada para o crescimento $\dot{p}_G$, de modo que $\dot{p}_G = k \dot{p}_C - \dot{p}_S$.

Temos também um parâmetro de manutenção somática por unidade de volume $\dot{p}_M$, contabilizando os custos energéticos do trabalho exigido por cada unidade de volume do organismo para manter a sua homeostase fisiológica, e pode ser expressa como $\dot{p}_M = [\dot{p}_M]L^3$, onde $[\dot{p}_M]$ é o custo de manutenção por unidade de volume, e L^3 representa o volume estrutural do indivíduo. Também há componente de perda de energia por unidade de área $\{\dot{p}_T\}$, exemplificado pela perda de calor para o ambiente em animais endotérmicos e o custo de regulação osmótica em organismos aquáticos. Para isso podemos dizer que:

$$\dot{p}_S = [\dot{p}_M]L^3 + \{\dot{p}_T\}L^2. \quad (3.8)$$

3.4 Expressão matemática do crescimento no DEB

Crescimento no DEB é mobilizado da reserva através da fração Kappa após o desconto do custo de manutenção $\dot{p}_G = k \dot{p}_C - \dot{p}_S$, onde $\dot{p}_G$ é o fluxo de energia direcionada ao crescimento (Figura 1). Este fluxo também pode ser escrito em termos de volume, onde $\dot{p}_G = [E_G] \frac{dV}{dt}$, e o parâmetro espécie-específico $[E_G]$ é a energia mobilizada da reserva necessária para aumentar uma unidade de volume estrutural V . Combinando essas duas expressões, temos $[E_G] \frac{dV}{dt} = k \dot{p}_C - \dot{p}_S$.

Se substituirmos as definições $\dot{p}_c$ e $\dot{p}_s$ por suas respectivas expressões apresentadas anteriormente, Equações (3.6 e 3.8), e reescrevemos isolando $\frac{dV}{dt}$, temos a descrição matemática de crescimento no modelo DEB:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{kE \frac{\dot{v}}{V^{1/3}} - [\dot{p}_M]V - \{\dot{p}_T\}V^{2/3}}{\frac{kE}{V} + [E_G]}. \quad (3.9)$$

Essa equação fornece uma perspectiva integrada de crescimento em função das variáveis E e V , os parâmetros de condutância de energia $\dot{v}$, a energia mobilizada para manutenção somática e crescimento k , o custo de manutenção somática específico para unidades de volume $[\dot{p}_M]$ e para unidades de área $\{\dot{p}_T\}$, e o custo específico de crescimento por unidade de volume $[E_G]$.

Substituindo a reserva de energia E por densidade de reserva $[E]$, o volume estrutural por L^3 , e organizando a equação isolando $\frac{dL}{dt}$ podemos expressar a seguinte equação:

$$\frac{dL}{dt} = \frac{[\dot{p}_M]}{3 ([E]k + [E_G])} \left(\frac{k[E]\dot{v} - \{\dot{p}_T\}}{[\dot{p}_M]} - L \right). \quad (3.10)$$

Esta equação é a expressão básica para crescimento no DEB, e é válida para o crescimento de organismos em quaisquer circunstâncias no modelo DEB padrão. Em conjunto com a dinâmica de reserva Equação (3.7), obtemos o sistema de equações diferenciais ordinárias que modela o crescimento de um organismo pela teoria DEB.

3.5 Crescimento de von Bertalanffy

Podemos introduzir os parâmetros $\dot{r}_B$, a taxa de crescimento von Bertalanffy obtida no DEB, e L_∞ , o comprimento máximo do organismo em uma determinada condição,

através da Equação (3.10), sendo $\dot{r}_B = \frac{\dot{p}_M}{3([E]k + [E_G])}$, e $L_\infty = \frac{k[E]\dot{v} - \{\dot{p}_T\}}{[\dot{p}_M]}$. Assim, substituindo a Equação (3.10), podemos chegar no crescimento de von Bertalanffy (1938) usando o modelo DEB:

$$\frac{dL}{dt} = \dot{r}_B (L_\infty - L) \quad (3.11)$$

Os termos $\{\dot{p}_{Am}\}$, L , f , e $\dot{v}$ são todos positivos. Nesse sentido, a Equação (3.7) mostra que $[E]$ tende a $\frac{\{\dot{p}_{Am}\}f}{\dot{v}}$. Considerando o princípio da homeostase fraca (f constante), e que a dinâmica de $[E]$ é rápida, pode-se considerar $[E]$ constante, $[E] = \frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{\dot{v}}f$. Assim, pode-se afirmar que:

$$\dot{r}_B = \frac{1}{3/\dot{p}_M + 3fL_m/\dot{v}} = \frac{\dot{p}_M/3}{1 + f/g}, \quad (3.12)$$

sendo L_m um parâmetro para o comprimento máximo empiricamente observado do organismo.

Trocando a densidade da reserva $[E]$ pelo máximo de reserva de energia multiplicado pela resposta funcional, temos que $[E] = [E_m]f = \frac{\dot{p}_{Am}}{\dot{v}}f$. Substituindo essa expressão de L_∞ obtida através da Equação (3.10), temos que:

$$L_\infty = f \frac{k\{\dot{p}_{Am}\}}{[\dot{p}_M]} - \frac{\dot{p}_T}{[\dot{p}_M]}. \quad (3.13)$$

Definido $\frac{k\{\dot{p}_{Am}\}}{[\dot{p}_M]} = L_m$, representando um parâmetro do tamanho máximo observado em qualquer circunstância do organismo, e $\frac{\dot{p}_T}{[\dot{p}_M]} = L_T$, um parâmetro do comprimento térmico ou osmótico do organismo (onde há dissipação de energia por unidade de área), podemos simplificar a equação de modo a obter:

$$L_\infty = fL_m - L_T. \quad (3.14)$$

Em organismos ectotérmicos, como o mexilhão *P. perna*, o valor do comprimento térmico do organismo L_T é zero, logo, podemos usar a equação de maneira simplificada $L_\infty = fL_m$.

Para estimar o comprimento de um organismo a cada dado instante, temos que integrar a Equação (3.11), assim temos:

$$L = L_\infty - (L_\infty - L_b) e^{-\dot{r}_B t}, \quad (3.15)$$

onde L_b é o comprimento estrutural do organismo ao nascer, e t é um instante de tempo. Essa perspectiva nos fornece uma curva de crescimento para uma série temporal (Figura 2), permitindo uma estimativa do comprimento médio de um organismo em uma determinada idade. A partir dessa equação, também podemos comparar dados simulados com dados obtidos experimentalmente.

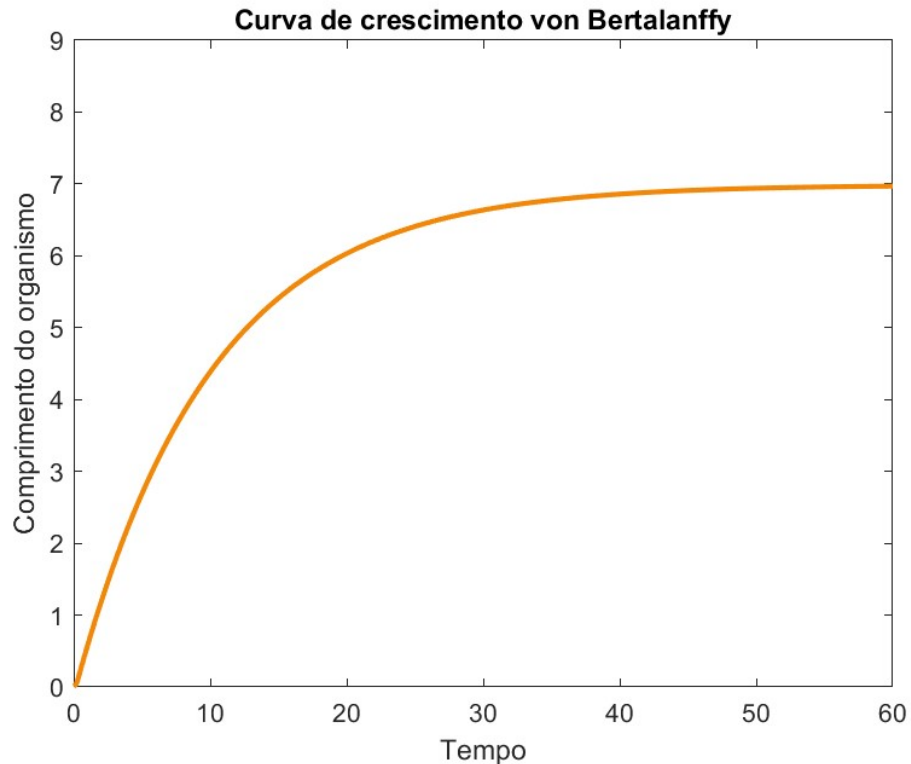


Figura 2. Simulação hipotética de uma curva de crescimento de von Bertalanffy. Os parâmetros L_∞ e r_B direcionam o máximo assintótico da curva, e a inclinação da curva, respectivamente.

3.6 Correções de temperatura

Correções de temperatura são aplicadas proporcionalmente sobre as taxas das reações metabólicas do organismo (Kooijman, 2009). Tal correção é baseada na Equação de Arrhenius, Equação (3.16), abaixo, na qual uma taxa metabólica $\dot{k}$ qualquer depende de uma temperatura da seguinte forma:

$$\dot{k}(T) = \dot{k}_1 \exp \left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T} \right), \quad (3.16)$$

sendo $\dot{k}_1$ o valor da referida taxa considerando a temperatura de referência T_1 , e T_A a temperatura de Arrhenius associada (um parâmetro de ajuste). Todas as temperaturas presentes nas correções são escritas em Kelvins.

A Equação (3.16) é proveniente da cinética química, e não leva em conta os limites de tolerância das reações enzimáticas dentro do organismo. A teoria DEB adota como fator corretor de temperatura TC , uma modificação dessa equação que considera a relação entre as correções de temperatura em seus limites superiores e inferiores (Schoolfield et al., 1981), sendo expressa por:

$$TC = e^{\left(\frac{T_A}{T_1}\right) - \left(\frac{T_A}{T}\right)} \frac{C(T)}{C(T_1)} \quad (3.17) \text{ e,}$$

$$C(T) = \left(1 + e^{\left(\frac{T_{AL}}{T}\right) - \left(\frac{T_{AL}}{T_L}\right)} + e^{\left(\frac{T_{AH}}{T_H}\right) - \left(\frac{T_{AH}}{T}\right)} \right)^{-1} \quad (3.18)$$

na qual T_{AL} é o limite inferior da temperatura de Arrhenius, T_{AH} é o limite superior da temperatura de Arrhenius, T_L é o limite inferior do organismo, e T_H é o limite superior. Diante dessa equação, é possível simular curva de performance como a exemplificado na Figura 3, discutido adiante na seção 4.2.

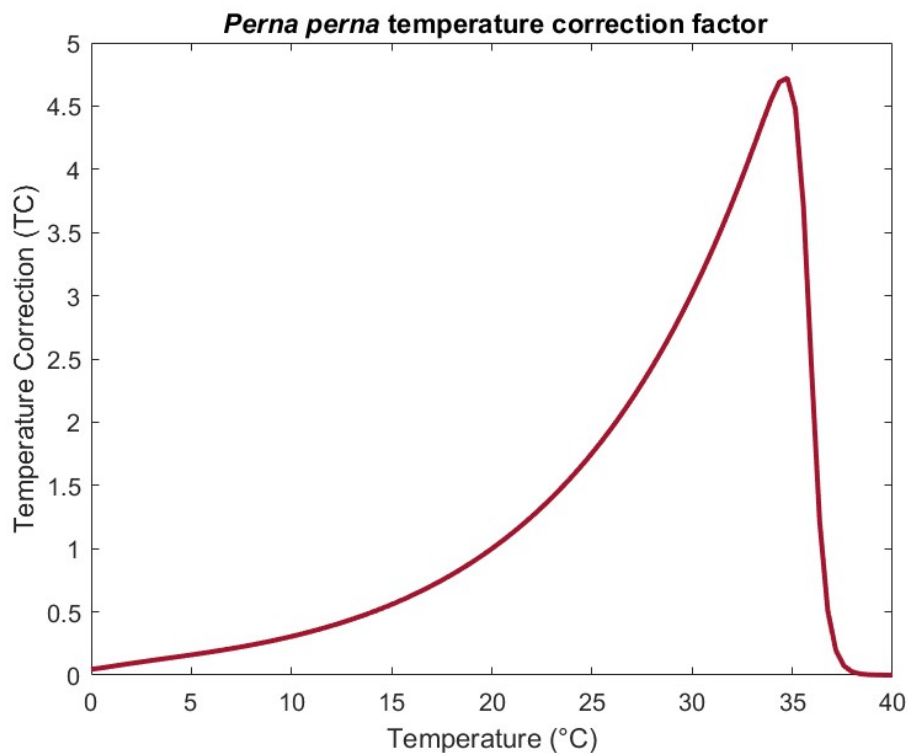


Figura 3. Coeficiente de correção de temperatura para o mexilhão *Perna perna* obtido através da Equação (3.17). O coeficiente simula uma curva de performance de organismos em diferentes temperaturas. A curva de *TC* foi obtida usando os seguintes parâmetros em graus Kelvin: $T_1=293,15$; $T_A=9826$; $T_L=273$; $T_H=309$; $T_{AL}=55400$; e $T_{AH}=250600$, extraído através dos parâmetros estimados a partir de Tagliarolo et al. (2016) na base de dados “Add my Pet” (Marques et al., 2018).

4. *Ecofisiologia de bivalves do contexto do DEB*

4.1 *Regulação da alimentação*

Moluscos bivalves apresentam uma flexibilidade muito grande em seus comportamentos alimentares e o processo de filtração de bivalves é bastante estudado (Comeau et al., 2008; Larsen and Riisgård, 2009; Saraiva et al., 2011). Uma estimativa bastante usual para avaliar o volume de água filtrada pelos bivalves é a *Clearance Rate*, que avalia o volume de água filtrada livre de partículas de um determinado tamanho dentro de um período de tempo (Cranford et al., 2011). Estudar o mecanismo por trás da

filtração em bivalves individuais é um aspecto relevante para compreender o efeito de uma população de bivalves em um ecossistema. A literatura utiliza comumente um expoente alométrico para definir a relação do tamanho do organismo com as suas respectivas taxas de filtração, que em sua forma mais simples, pode ser expressa por: $P = aW^b$, ou $P = aL_s^b$ (Jones et al., 1992). Nesse caso, P é a taxa de bombeamento de água pelo sistema filtrador do bivalve, a e b são parâmetros ajustados do organismo, e W e L_s são o peso e comprimento físico do organismo, respectivamente. O DEB, porém, fornece um mecanismo integrado, como taxa de crescimento de von Bertalanffy, Equação (3.15), para o estudo do organismo dentro de um escopo mais abrangente.

Os bivalves possuem mecanismos regulatórios que auxiliam a otimizar a filtração, se ajustando para condições que dependem da concentração de material em suspensão de seu respectivo ambiente (Cranford et al., 2011). James et al. (2001) realizaram experimentos com o mexilhão *Perna canaliculus*, demonstrando uma plasticidade no pico de diferentes taxas de filtração em função de diferentes concentrações de clorofila. Táticas de bivalves para lidar com concentrações variadas de alimento são a regulação de suas taxas de filtração e a produção de pseudofeces através da retenção seletiva de partículas do de alimento (Foster-Smith, 1975; Strohmeier et al., 2009; Widdows et al., 1979). Algumas espécies priorizam uma estratégia sobre outra, enquanto outras espécies usam as duas estratégias simultaneamente. Isso porém não ocorre de forma consistente uma vez que o tipo de estratégia utilizada também varia espacialmente entre uma mesma população dentro da mesma espécie (Cranford et al., 2011).

O controle das taxas de filtração também está relacionado a qualidade do alimento disponível. Quando a qualidade nutricional do séston é majoritariamente alta, não há vantagem em selecionar as partículas ingeridas e com isso produzir pseudofeces, logo, alterar a taxas de filtração é uma estratégia mais eficaz (Foster-Smith, 1975).

Outros fatores podem afetar a filtração de bivalves, porém a literatura sugere que a variáveis como temperatura e salinidade não possuem tanta relevância nas suas taxas de alimentação. Um estudo com Kitner e Rishgard (2005) não encontrou diferenças significativas para compensação da temperatura nas taxas de filtração do mitilídeo

Mytilus edulis, além do mais, quando há efeitos, eles podem variar de acordo com afetar a mesma população em ambientes similares de maneira significativa. Cranford et al. (2011) então sugerem que as variáveis que mais afetam as taxas de filtração são a concentração e qualidade do alimento disponível. O modelo DEB padrão não leva em conta particularidades específicas de determinado grupo, e para isso, considera a ingestão de modo generalizado através de uma resposta funcional f Equação (3.2), controlado através da disponibilidade de alimento no ambiente X e um parâmetro de meia saturação X_K indicando a concentração de alimento onde a saciedade do organismo é metade da máxima. Logo, o parâmetro X_K deve variar de acordo com a qualidade do alimento presente no ambiente em questão, o que é consistente com as discussões de Pouvreau et al. (2006) e Kooijman (2006).

4.2 Temperatura e salinidade no metabolismo

A curva de performance tradicional é um ajuste de dados experimentais em diferentes temperaturas a uma função Gaussiana, ou uma Gaussiana exponencialmente modificada. Esse protocolo reflete os dados empíricos experimentais da performance de um determinado comportamento ou processo fisiológico em diferentes temperaturas, que muitas vezes demonstram um comportamento assimétrico (Angilletta Jr., 2009). No DEB, a variação de temperatura é simulada através de uma equação de Arrhenius para velocidade de reações químicas, adaptada usando diferentes limites de temperatura para reações metabólicas obtidas em laboratório, Equação (3.17).

Variações de salinidade no metabolismo de bivalves são menos estudados do que as de temperatura. O mexilhão *P. perna* tolera uma variação grande de salinidade (Resgalla et al., 2007), e as regiões onde esses organismos ocorrem comportam desde regiões estuarinas, com forte influência do aporte de água continental, até regiões completamente oceânicas. O DEB incorpora o custo energético da osmorregulação como um custo de manutenção do organismo para com seu ambiente por meio do parâmetro p_T , isto é, um consumo de energia relacionada a uma unidade de área exposta. Existem

indícios de variações no metabolismo de *P. perna* para indivíduos aclimatados em diferentes níveis de salinidade e temperatura (Resgalla et al., 2007), porém, não está no escopo deste trabalho avaliar a demanda energética da regulação osmótica no crescimento de *P. perna* em regiões estuarinas. Para justificar o efeito da salinidade no ambiente onde ocorre *P. perna*, assumimos nas simulações realizadas no Capítulo II que, por serem animais sésseis, os mexilhões assentaram em suas respectivas localidades. Logo, seus mecanismos fisiológicos estão devidamente aclimatados para o funcionamento nas condições da região. Isso é possível por não considerarmos que esses organismos dispersam após o assentamento.

Tendo esses conceitos fundamentando a dissertação, demonstraremos no capítulo adiante uma aplicação do modelo DEB para avaliar o crescimento de *P. perna* em uma região costeira.

CAPÍTULO 2 – “*Spatialized Metabolism: Combining remote sensing and bioenergetics to assess physiological performance potential in mussels*”

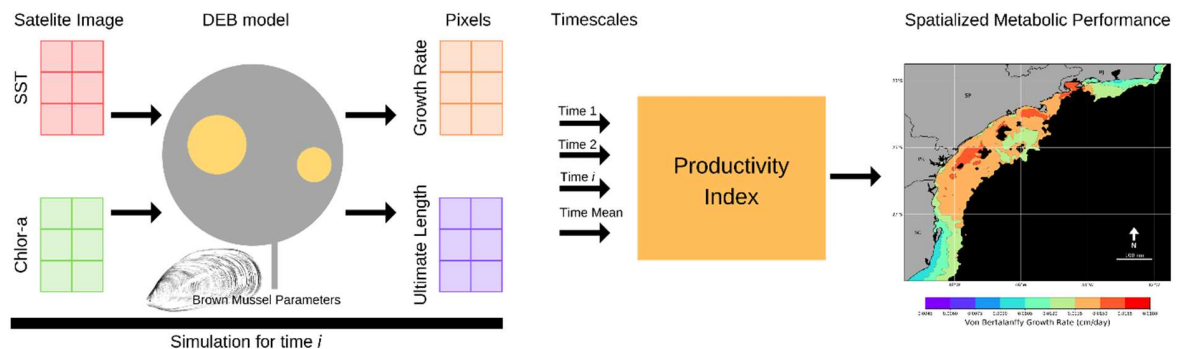
Spatialized Metabolism: Combining remote sensing and bioenergetics to assess growth performance potential in mussels

Tan Tjui Yeuw^{1, *}, Roberto Fioravanti Carelli Fontes¹, Fabio Stucchi Vannucchi¹

¹ Biosciences Institute, São Paulo State University - UNESP, São Vicente, São Paulo, Brazil

* E-mail: tan.tjui-yeuw@unesp.br

Graphical abstract



Highlights

- Dynamic Energy Budget (DEB) theory provides a framework for connecting the environment to metabolism
- Satellite-derived data coupled with DEB allows metabolic performance to be assessed at a spatial level
- We simulate the brown mussel *Perna perna*'s growth performance along a Brazilian coastal region
- Spatialized metabolism allowed us to promptly survey large regions and identify aquaculture sites
- Simulations can be used for spatial planning, projecting and managing environmental scenarios

Abstract

Mussels are important organisms in many coastal regions. They provide several ecosystem services such as food production and water clarification, adding complexity to the environments in which they are found. With the rising availability of open remote sensing databases and the growing demand for transforming these large datasets into usable scientific knowledge, we aimed to assess the spatial conditions that allowed for optimal mussel metabolic performance. Our model organism was the brown mussel *Perna perna*, for its relevance to both social and ecological contexts along the Brazilian coast. We used satellite-derived chlorophyll-a and sea surface temperature data coupled with a Dynamic Energy Budget (DEB) model to simulate mussel performance in a spatial grid. We conducted a parameter exploration to understand the effects of temperature and chlorophyll-a gradients in the mussel's growth and ultimate length. Then, we calibrated the model for regional use and applied the model along the whole Southeastern Brazilian Shelf's coastal region, identifying areas where *P. perna*'s metabolism performance is relevant for growth. Our data outputs have the potential to improve the efficiency of land and water use, as well as identifying suitable sites for mussel farming. The results can be used in favor of regional development and ecosystem-based management, as spatializing metabolic data using DEB models and satellite remote sensing offer a pragmatic solution when assessing organism development over large areas. In a context of uncertainty over the effects of environmental variables on an organism's metabolism, assessing spatialized metabolism can also provide interesting insights into how the environment interacts with metabolic processes in a changing world.

Keywords: ecophysiology, Brazil, sustainable aquaculture, Dynamic Energy Budget, mussel growth, *Perna perna*.

1 **Introduction**

2 Mussels provide several ecosystem services, ranging from eutrophication control
3 (Kotta et al., 2020) to adding complexity to ecological systems (Borthagaray and
4 Carranza, 2007; Burlakova et al., 2012). Following the Sustainable Development Goals
5 and FAO's Blue Growth Initiative (FAO, 2016), farming mussels is a good path for
6 achieving more sustainable protein sources, improving food security (Suplicy, 2018). They
7 are considered ecosystem engineers (Jones et al., 1994) and allow ecosystem diversity
8 to flourish (Hughes, 1993). Dense aggregations of mussels and other bivalves are
9 commonly found in shallow waters (Dame, 2012), and these aggregations also have
10 important functional and structural roles in ecosystems (Jones et al., 1994).

11 Although energy flow models have been widely used to understand ecosystem
12 functioning (Odum, 1968; Vihervaara et al., 2019), ecosystem models are commonly
13 unable to capture the complexity of its environment without considering its underlying
14 components at an individual level (Goedegebuure et al., 2017). Biological components in
15 individuals are a core feature in natural systems, for they connect the physiological level
16 to an ecological one, and are directly affected by natural selection (Kooijman, 2009). The
17 Dynamic Energy Budget (DEB) theory (Kooijman, 2009) presents itself as a possibility to
18 incorporate these individual levels of complexity to ecosystem models. DEB theory
19 describes mass and energy flows mathematically in an organism at a systemic level,
20 establishing a framework for assessing the energy required to perform different metabolic
21 tasks. This helps understand how the available energy in a system can affect population
22 dynamics, or even the ecosystem as a whole (Baas et al., 2018).

23 DEB models are constructed in a generically, allowing simulations for different groups
24 ranging from plants to animals, and unicellular life forms to fungi, as long as one switches
25 the parameters and has an idea of any particularity in life phases of the biological group
26 in question. Once these parameters are known, it's possible to estimate how the
27 environment interacts with the organisms physiological processes, and use these
28 evaluations to determine which geographic regions pose the best conditions for the

organism's development (Filgueira et al., 2014; Kearney et al., 2012; Monaco and McQuaid, 2018; Thomas et al., 2011).

There is a growing role for theories like DEB in contemporary scientific development. These theories are able to process large volumes of reliable physical and biological phenomena, interpreting them into coherent scientific knowledge even when faced with the increasingly large datasets made possible by recent technological advances (Marquet et al., 2014). For example, Tagliarolo et al. (2016) used the DEB theory along with field and satellite data to study the brown mussel *Perna perna*'s distribution and development dynamics on the coast of South Africa, identifying negative effects in this organism's reproductive development due to colder temperatures when settled in a region with a persistent coastal upwelling. The current global context is that of a changing environment, with more frequent extreme weather events, and possible changes in oceanographic conditions (Alfredini et al., 2008), creating a scenario with a strong demand for developing different perspectives to assess ecological complexity.

The growing open-access databases from satellite-derived remote sensing are currently underused in biodiversity and conservation science but have the potential to play a key role in understanding the spatial dynamics of natural systems, improving spatial management proposals in face of environmental changes (Turner et al., 2015). Spatialized DEB models have been used for understanding the potential of economic activities such as predicting effective aquaculture sites and their carrying capacities (Cheng et al., 2018; Filgueira et al., 2014; Thomas et al., 2011). The model has also been used to predict species range, population dynamics and life history (Kearney, 2012), as well as the effects of climate change species distribution and habitat quality (Teal et al., 2012). This demonstrates the effectiveness and versatility of DEB models in simulating metabolic performance derived from spatial environmental data.

We conjecture that mussel metabolism should perform differently along different environmental gradients, and satellite remote sensing approaches integrated with established deterministic models, like the DEB, can give us a perspective that helps understand how the combination of physical and biological factors interact with an

organism's energy dynamics in a predictable manner. For this study, we chose the brown mussel *Perna perna* as our model organism as it is an important mussel for Brazilian coastal biodiversity (Resgalla Jr et al., 2008). Furthermore, *P. perna* has gained considerable economic relevance in Brazil, as it is the only farmed mytilid species in the country (Lopes and Fonseca, 2008). We aim to provide a framework for using remote sensing and the Dynamic Energy Budget model to assess the potential for mussel metabolic performance at a spatial level.

Methods

Dynamic Energy Budget

DEB theory is a system formed by ordinary differential equations simulating an organism throughout its lifespan. In one of its simplest forms, there is the Standard DEB Model (Kooijman, 2009), with four basic state variables: reserve, structure, reproduction buffer and maturity levels.

Reserve is a compartment that acts as a buffer between all the assimilated and used energy. It is a mandatory pathway for all assimilated energy, and doesn't necessarily imply only in an organism's fat tissue, but refers to a generalized compartment that holds all assimilated energy from the organism until it is mobilized. All energy mobilized for metabolic costs is paid from the reserve, but the reserve itself doesn't have a maintenance cost.

Structure as a state variable refers to an organism's generalized somatic structures, contributing as a component of the individual's biomass. It has a specific cost for maintenance per unit of volume, and in endotherms, there is also an energy loss to the environment per units of surface area.

Reproduction buffer is a form of reserve compartment used for maturity development and reproduction purposes. This compartment also doesn't have a maintenance cost.

84 Finally, maturity levels are transitions in the way an organism behaves, and are
85 controlled by thresholds in the total energy directed to the reproduction buffer. Levels of
86 maturity in the Standard DEB Model are fetus, juvenile, and adult. These are separated
87 by thresholds called birth and puberty. A fetus doesn't eat or reproduce, juveniles eat but
88 don't reproduce, and adults eat and reproduce.

89 DEB theory distinguishes two different ways of referring to body measurements:
90 physical and structural quantities. In the case of body length, for example, one may
91 consider the actual measured length, here called *physical length* L_S . On the other hand,
92 we may also consider the *structural length* of the body L , a subtle quantity that rules
93 individual's metabolism. Both lengths are related throughout $L = \delta_M L_S$, in which δ_M is a
94 shape coefficient. Several other structural quantities, as structural area $A = L^2$ and
95 structural volume $V = L^3$ display important roles in DEB theory. For a better general
96 understanding, all lengths and rates presented here are already converted to the
97 dimension of scaled physical length L_S .

98 The standard DEB model considers an isomorphic organism (doesn't change
99 shape over its lifespan), that ingests food, assimilates part of the ingested energy and
100 stores it in a reserve compartment. From there it allocates energy that is divided into two
101 fixed proportions: one proportion for growth and somatic maintenance, and another for
102 maturation, gonadal maintenance, and reproduction (Figure 1).

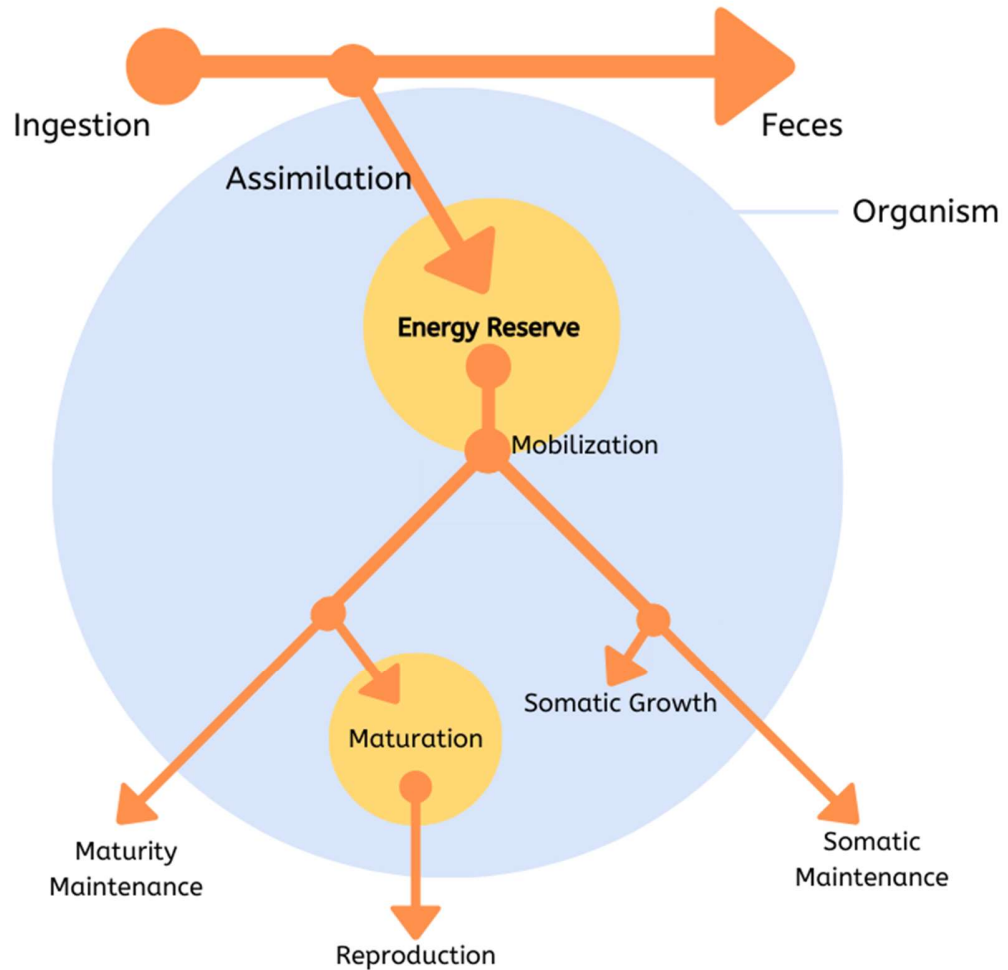


Figure 1. Diagram representing the basic fluxes in the standard Dynamic Energy Budget model

In our study, we will include two forcing variables: food availability and temperature. Feeding is expressed using a Holling Type II functional response $f = \frac{X}{X_K + X}$, where X is the available food concentration in the environment, and X_K represents the food concentration where ingestion is half of its maximum. This equation gives us an asymptotic feeding response for the available food in the environment. The value of f has no dimensions and can vary from 0 for minimum ingestion, and 1 for maximum.

Temperature can be another important feature in our application of the DEB theory, as it modulates an ectotherm's metabolism (Kearney et al., 2012). Physiological rates are corrected by multiplying the rate by a temperature correction factor TC . The equation for TC derives from an Arrhenius equation, adapted by Kooijman (2009), and used to simulate a performance curve by considering higher and lower boundaries for metabolic performance Equation (2):

$$C(T) = \left(1 + e^{\left(\frac{T_{AL}}{T}\right) - \left(\frac{T_{AL}}{T_L}\right)} + e^{\left(\frac{T_{AH}}{T}\right) - \left(\frac{T_{AH}}{T_H}\right)} \right)^{-1} \quad \text{Eq. 1}$$

$$TC = e^{\left(\frac{T_A}{T_1}\right) - \left(\frac{T_A}{T}\right)} \frac{C(T)}{C(T_1)} \quad \text{Eq. 2}$$

where T_1 is a reference temperature, T_A is the Arrhenius temperature associated with T_1 , T_{AL} is the Arrhenius lower boundary temperature, T_{AH} is the Arrhenius higher boundary temperature, T_L is the organisms lower boundary temperature, and T_H is the higher.

Parameters in DEB theory are species-specific. We used the parameters estimated for *P. perna* by Tagliarolo et al. (2016) in the South African coast, obtained by using the covariance method (Lika et al., 2011) in which the estimates are performed using the weighted and simultaneous minimization of the deviation's sum of squares between real and simulated data (Rinaldi et al., 2014). The parameters were extracted from the "Add My Pet" database (Marques et al., 2018), which contains a diverse set of DEB parameters for animals.

All simulations of the DEB model were performed using the DEBtool program (https://github.com/add-my-pet/DEBtool_M), openly available for MATLAB computational language. To represent our model organism's life stages, we used a variation of the Standard DEB Model that simulates an additional maturity level, called "Type *M* metabolic acceleration" to represent growth in the mussel's planktonic larval stage (Kooijman, 2014).

Local parameter

There are many ecophysiological regulations for bivalve feeding rates, but one of the most important variables is the quality of the available food (Cranford et al., 2011). Feeding is controlled by the functional response f , and the half-saturation coefficient X_K controls maximum ingestion. Given this situation, X_K should vary according to the quality of the food available in the environment (Kooijman, 2006; Pouvreau et al., 2006). We calibrated the half-saturation coefficient using data for local growth (Marques et al., 1991) and primary production (Teixeira and Gaeta, 1991) using the sum of the squared residuals.

The *P. perna* growth data was obtained from three different sampling stations located in the SP-3 site of our study region (Figure 2). We used data from the first station to calibrate our model, and data from the other two stations to validate the previously obtained X_K parameter by simulating growth curves using the DEB model. We calculated the prediction error using the (*overall error equation*) Equation (3) proposed by Saraiva et al. (2011) :

$$E = e^{var(\varepsilon)} - 1 \quad \text{Eq. 3}$$

$$\varepsilon_i = \left| \log \left(\frac{L_{pred}^i}{L_{obs}^i} \right) \right| \quad \text{Eq. 4}$$

where E Equation (3) is the overall error, $var(\varepsilon)$ is the variance in ε Equation (4), L_{pred}^i is the simulated length data and L_{obs}^i is the observed field length data. This equation gives us a zero value for no difference between observed and predicted data, with higher values as the discrepancies grow. The metric is used by other authors using DEB models on bivalve species like Rinaldi et al.(2014), Montalto et al. (2015), and Tagliarolo et al.(2016),

providing a reference when comparing different studies with DEB simulations using bivalves.

Parameter exploration for P. perna

To visualize a controlled output from our model, and better understand its dynamics, we performed tests simulating growth rate r_B and ultimate size L_i , considering a controlled gradient in our forcing variables, the functional response f parameter, and temperature T . We also used this analysis to estimate the minimum value for f that allows the organism to reach the birth phase in DEB theory, defined as the transition where the organism starts ingesting external food.

Study region

Brazil is a continent-sized country. We chose the proximities of the Southeastern Brazilian shelf (SEBS) coastal region for its similar oceanographic and geomorphologic features (Conti and Furtado, 2006; Muxugata and Montú, 1999) making it easier to understand the drivers affecting regional mussel growth (Figure 2).

This region extends through four out of the five richest Brazilian coastal states (Rio de Janeiro - RJ, São Paulo - SP, Paraná - PR and Santa Catarina - SC), and is structurally different from its surroundings. Figure 2 highlights ten points chosen to represent areas of interest in our study, referring to actual municipalities. Abbreviations are given to simplify municipality names. It houses important ports, industrial and petrochemical sites, as well as coastal-marine protected areas in all states, making it a strategic region for Brazilian social-ecological and economic development.

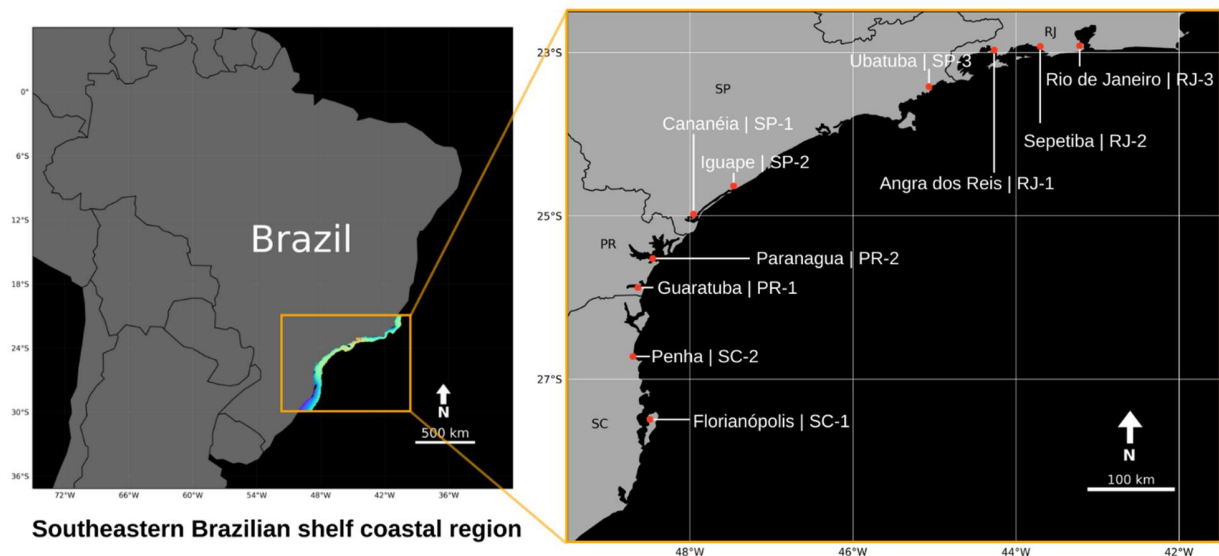


Figure 2. Southeastern Brazilian Shelf region, highlighting ten different points representing important municipalities for our study throughout the region. Municipality names are simplified by using the state names abbreviations and numbered according to their southward position.

This region is influenced by continental freshwater output, carrying organic matter and other substances coming from nearby human activities (Carvalho et al., 2014; de Mahiques et al., 2016; Muto et al., 2014). Tides are semidiurnal (Davies, 1964), with the amplitude varying less than one meter. Local winds and seabed topography can alter local dynamics and the vertical mixture in water masses (Fontes e Castro, 2017). The dominant water masses in the region are the Coastal Waters, Tropical Waters, and a seasonal input of Western South Atlantic Central Water. This last water mass has a strong influence during spring and summer (Castro et al., 1987), having a bigger effect in secondary production and zooplanktonic diversity than the continental output (Miyashita et al., 2009).

Bivalve physiology and growth are heavily influenced by temperature and food availability (Sarà et al., 2013). Temperature can be evaluated using Sea Surface Temperature (SST) data, and an indirect estimate for phytoplankton availability was provided by chlorophyll-a (Chlor-a) concentration (Tagliarolo et al., 2016). We extracted yearly Level 3 Chlor-a and SST data from the “Ocean Color” database (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cms/>) from 2002 to 2019 for a polygon in the regional coordinates 29° 55' 44" S, 51° 40' 45" W for the first point, and 20° 55' 15" S, 39° 36' 2"

W, for the second, using the Aqua MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) algorithm at a 4 km pixel size resolution.

Regional mussel growth performance

As we are interested in identifying the areas where mussel metabolism is optimal, we evaluated growth, since body size can be understood as an emergent property from the organism's metabolic performance (Lika et al., 2019). We simulated the mussel's Ultimate length L_i and its growth rate r_B . We extracted the pixel values from our SST and Chlor-a regional yearly time series using MATLAB and created a new matrix using the mean values for each pixel. We then simulated the DEB model for all pixels from all years in the time series, from 2002 to 2018, as well as for the overall mean values, having L_i and r_B as the outputs, and pixel values as input variables.

Input data was available for all the oceanic extension within our polygon. Only the pixels that allowed the organism to accumulate enough energy to reach a birth phase in DEB theory were considered. All other pixels were outputted as NaN's, and the resulting matrices were plotted and georeferenced.

Consolidation of the output data was made by formulating a productivity index P Equation (5), creating a final map using values from each output from the mean series, and the standard deviations from the outputs of the yearly series for each pixel.

$$P = \frac{L_i r_B}{1 + \left(\frac{std_{L_i} std_{r_B}}{L_i r_B} \right)} \quad \text{Eq. 5}$$

Where L_i is the mean local ultimate length, r_B is the mean local growth rate, std_{L_i} is the local standard deviation from yearly series of ultimate length, and std_{r_B} is the local standard deviation from yearly series of growth rate. This equation allows us to weigh a

negative effect in the forcing variables fluctuations over the years, and can mostly be used to view the spatialized data in one integrated framework.

Results and discussion

Local parameter

Using the regional *P. perna* growth and primary production data from Marques et al. (1991) and Teixeira and Gaeta (1991) for the SP-3 region (Figure 2), the calibrated value for the local half-saturation coefficient X_K was 3.09 $\mu\text{g Chlor-a L}^{-1}$. Data simulation for the three stations yielded overall error values of 0.004 for the calibration station, and 0.016 and 0.004 for the validation stations, using the calibrated X_K value (Figure 3). The organism's ultimate simulated length in all stations remained below 4cm, which is consistent with the field data from Marques et al. (1991).

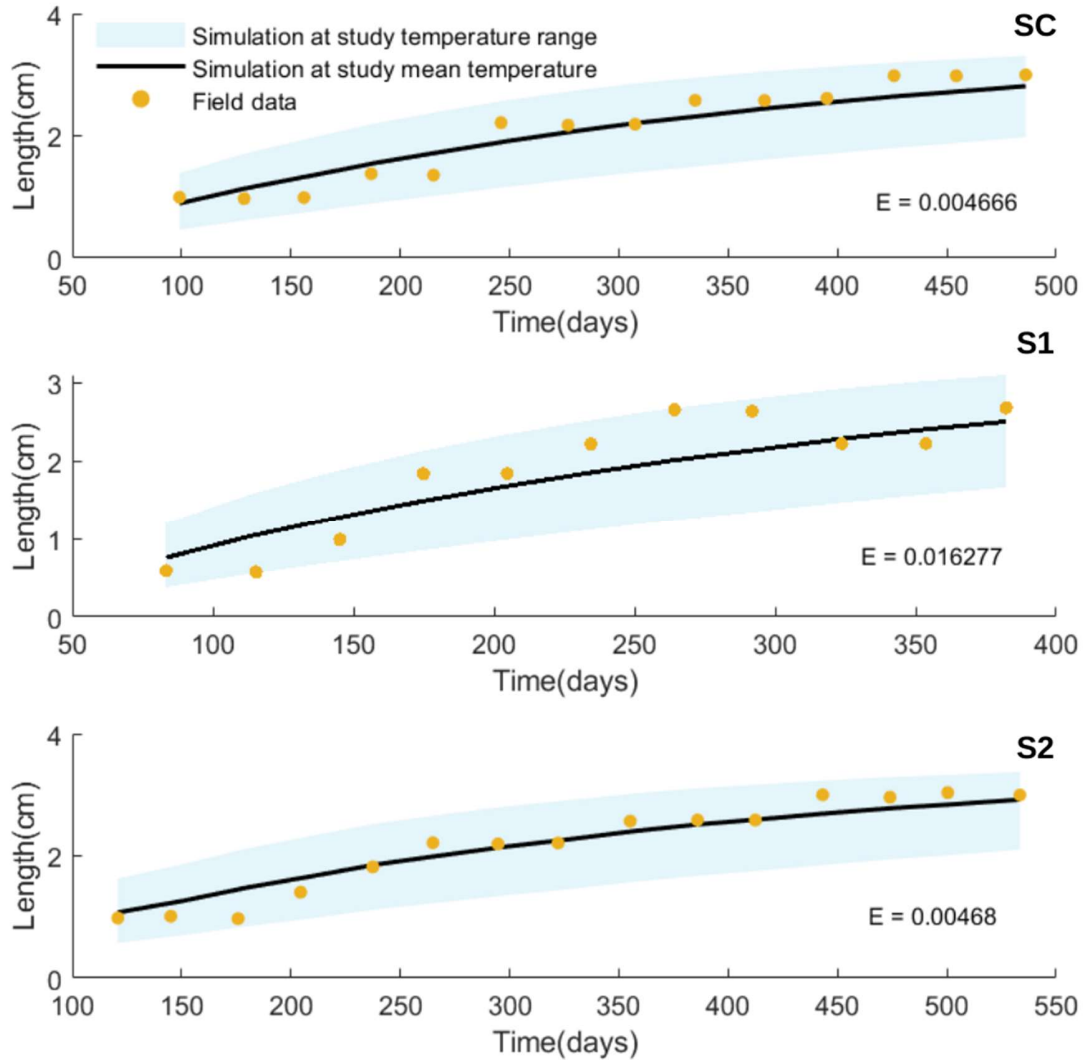


Figure 3. Half-saturation coefficient X_K calibration using data from Marques et al. (1991) and Teixeira and Gaeta (1991). Black lines represent the DEB simulation in the mean temperature at the respective stations. Light blue represents DEB simulations in temperature range during experiments. Yellow dots are field growth data. SC is the station used to calibrate X_K , while S1 and S2 were simulated using the value for X_K obtained in SC. E represents the error value.

Error values found in this test are lower than values found in literature, such as $E=0.008$ for *P. perna* ultimate size and $E=0.185$ for somatic dry weight in experiments performed by Tagliarolo et al (2016), and $E=0.040$ for *Mytilus galloprovincialis* length in

the Italian coast by Rinaldi et al. (2014). The error value, representing the good agreement between our simulated and field data as seen in Figure 3 allows us to use the estimated value for X_K to predict mussel growth in our region of interest.

Parameter exploration for P. perna

Our DEB simulations using parameters for *P. perna* extracted from the “Add my pet” database (Marques et al., 2018) yielded a minimum value for functional response f that allowed the birth phase of 0.16. These numerical simulations showed that f has an inverse relation to growth rate r_B , and the effect of this variation widens as temperature increases (Figure 4-A).

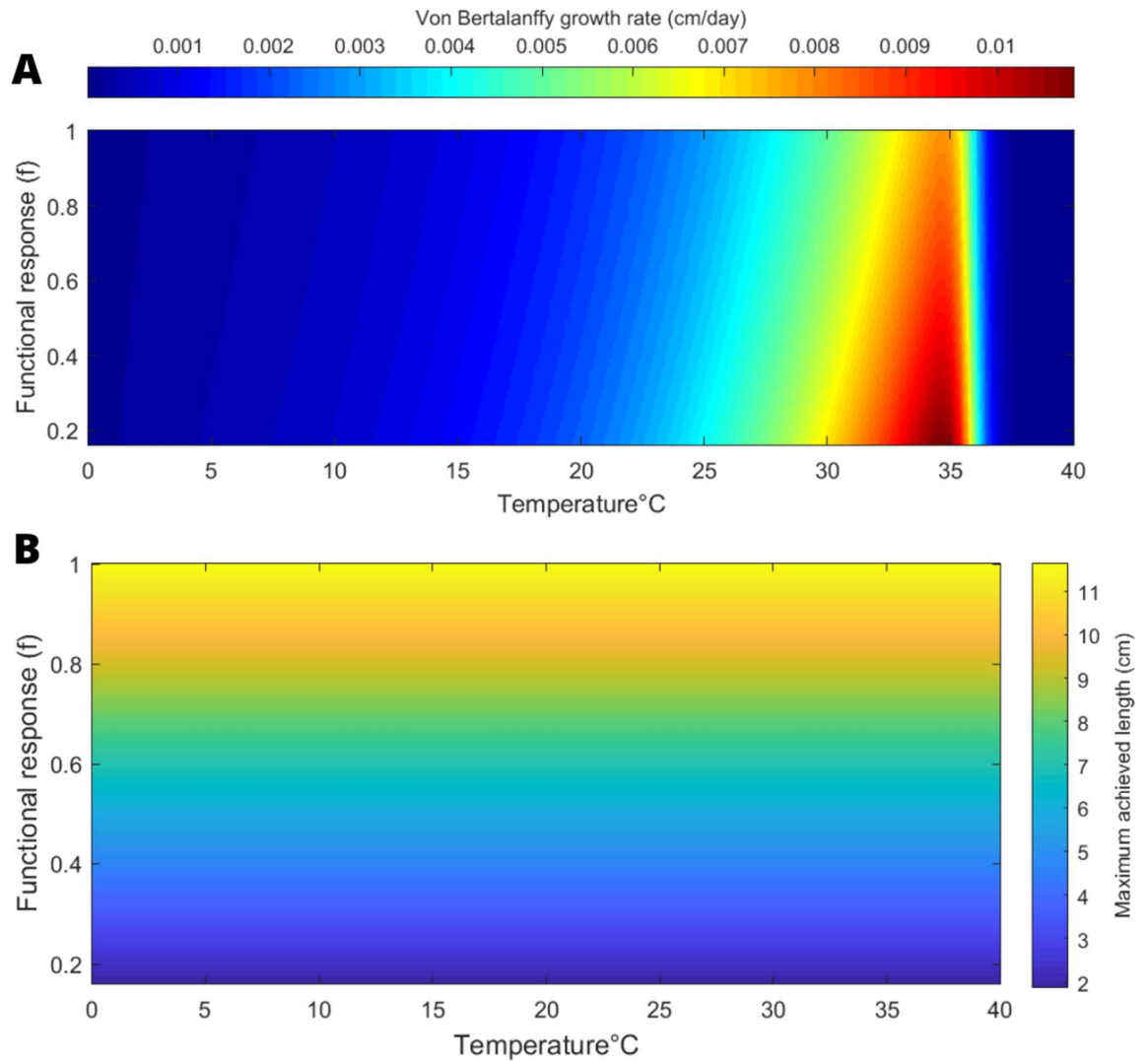


Figure 4. *Perna perna* DEB simulation using parameters extracted from the “Add my pet” database (Marques et al., 2018). Plots were obtained using gradients of functional response and temperature for A - Growth Rate and B - Ultimate Length.

Results obtained for f on r_B is well known in DEB theory and implies that the organism with a higher functional response reaches its ultimate size slower. This behavior can be justified within the DEB theory by understanding the growth dynamics. Organisms grow in DEB through adding somatic structure and not by adding reserve structure. The more the organism eats, the more it accumulates reserve structure that isn't accounted for in the growth rate. Yet, its total size does take into account the reserve structure. So, when

the organism eats more (has a higher value for f), it accumulates more reserve, and the balance of adding somatic structure per unit of the organism's total body size is diluted, thus, the value of r_B is negatively shifted.

Temperature affects r_B positively until approximately 35°C, and after this value, it declines abruptly for all values of f . Colder temperatures have a smoother variation in r_B , representing milder effects on the metabolism than warmer temperature. Temperature gradients followed an expected behavior simulating an asymmetric bell-shaped metabolism performance curve using the temperature correction Equation (2).

Ultimate length in simulated conditions remains constant overall temperature gradient, varying only as a function of food availability (Figure 4-B). In DEB theory, L_i is controlled by rates that have their temperature correction canceled out in its mathematical description. These results are consistent with experiments observing fish species growing in different latitudes and temperature conditions, where the necessary time to reach the ultimate size changes, but the ultimate size remains the same (Kooijman, 2009), meaning a shift in growth rate but not ultimate size. The ultimate size thus becomes a relation of the organism's maximum empirically observed length scaled by the functional response.

Regional mussel growth performance

The annual distribution for our simulations using the DEB model for *P. perna* growth rate and ultimate length over the entire SEBS region is summarized in Figure 5. These results show larger fluctuations for the growth rate simulations, and the means and medians having roughly the same behavior (Figure 5-A). Temperature is a much more volatile variable than marine primary production (Chlor-a) and has a strong influence on growth rates as seen in Figure 4-A.

Ultimate length (Figure 5-B) is relatively constant over the years, having an asymmetric behavior towards the larger body lengths. This asymmetry may happen due to the areas closest to the coast having higher productivity values, likely due to nutrient

enrichment from continental outputs, and is not affected by temperature fluctuations as shown in the parameter exploration (Figure 4-B).

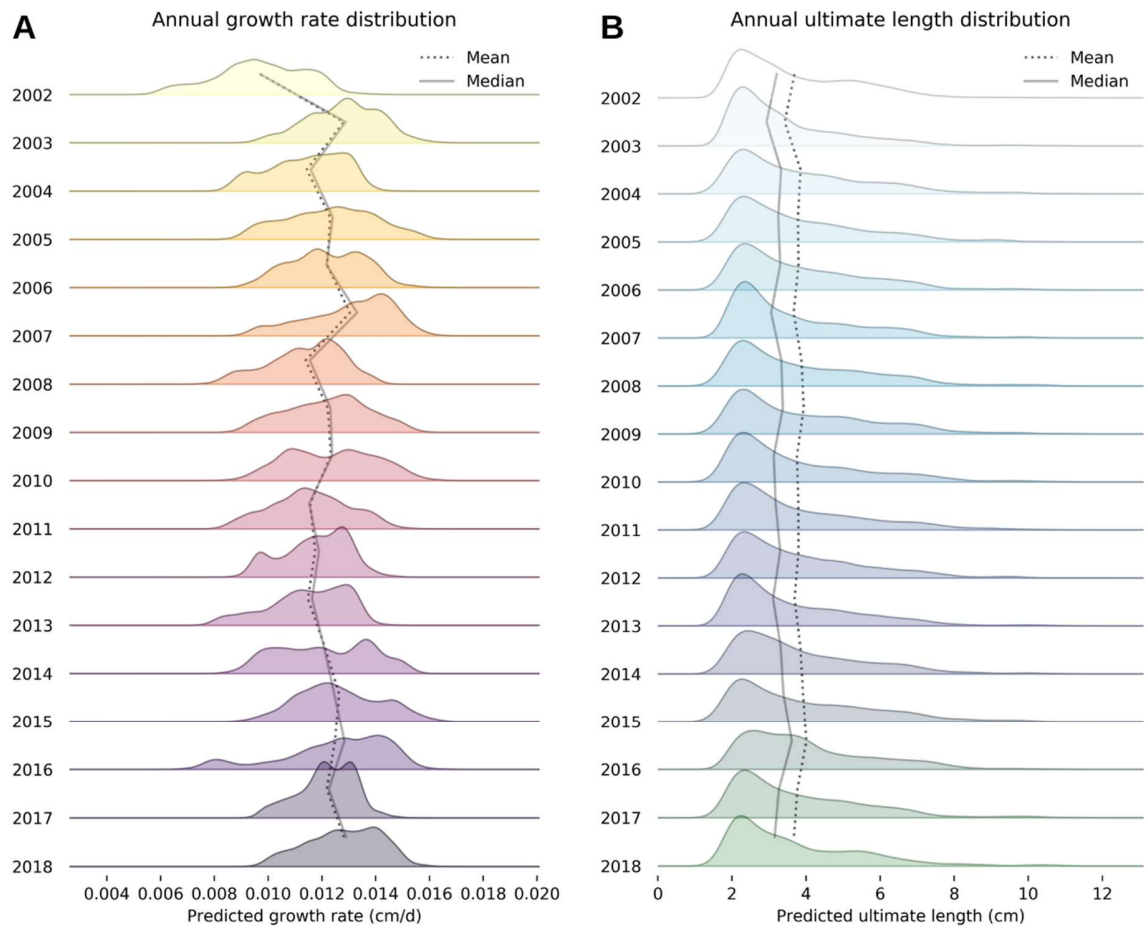


Figure 5. Density plots for A - Growth Rate and B - Ultimate Length using simulated yearly pixel values for the Southeastern Brazilian Shelf region.

Growth rates simulated using the mean Chlor-a and SST matrices remain close to its mean values throughout the whole study region, declining abruptly towards the SC-1 point, and in the proximities of RJ-3 (Figure 6). There is a persistent hotspot throughout all years in our time series at RJ-1, possibly due to the presence of Brazil's only nuclear power facility, with two operational reactors in the Angra dos Reis municipality. There has

304 been reported impacts from this facility's thermal discharge on regional benthic and
305 pelagic communities (Mayer-Pinto et al., 2012; Széchy et al., 2017; Teixeira et al., 2009)
306 with Vilanova (2004) reporting stronger effects on the surface water layers, rather than
307 the bottom ones. As growth rate r_B is sensitive to temperature fluctuations, and the
308 temperature input used in this study being Sea Surface Temperature, this is further
309 evidence that the power plant's thermal discharge impact's the water temperature in the
310 region with implications in the local organisms' metabolic rates.

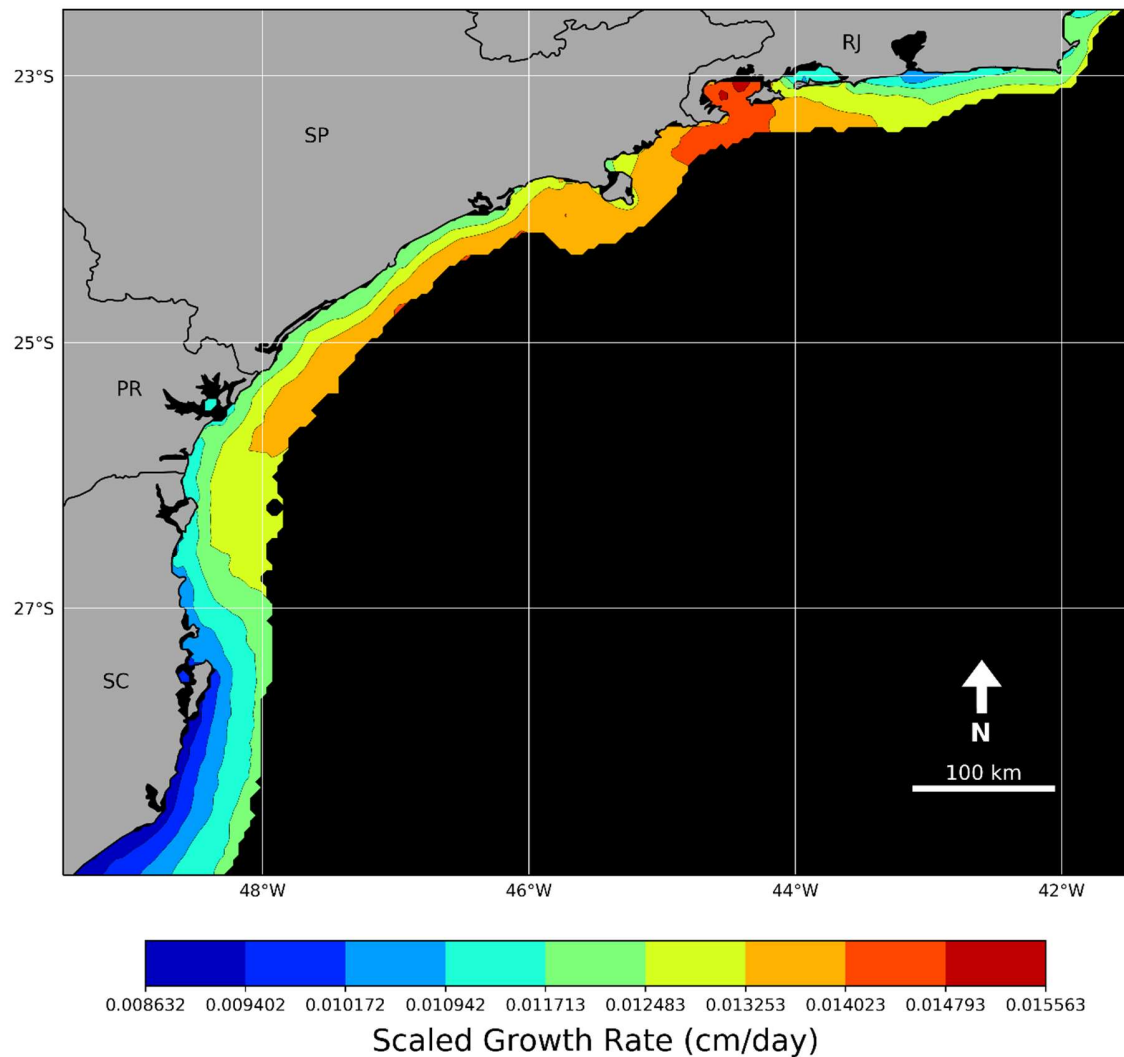


Figure 6. Spatialized Growth Rates along the Southeastern Brazilian Shelf using mean values of Chlor-a and SST from 2002 to 2018.

Ultimate length spatial projection (Figure 7) identified interesting regions for mussel size mostly near major continental water outputs, showing that the effect of these outputs is stronger drivers for this mussel's production than oceanic water masses. This makes sense, as *P. perna* is a coastal organism, and L_i depends strongly on the primary

production local dynamics as seen in Figure 4-B. Continental water outputs carry nutrients that fertilize the surrounding water, boosting primary productivity.

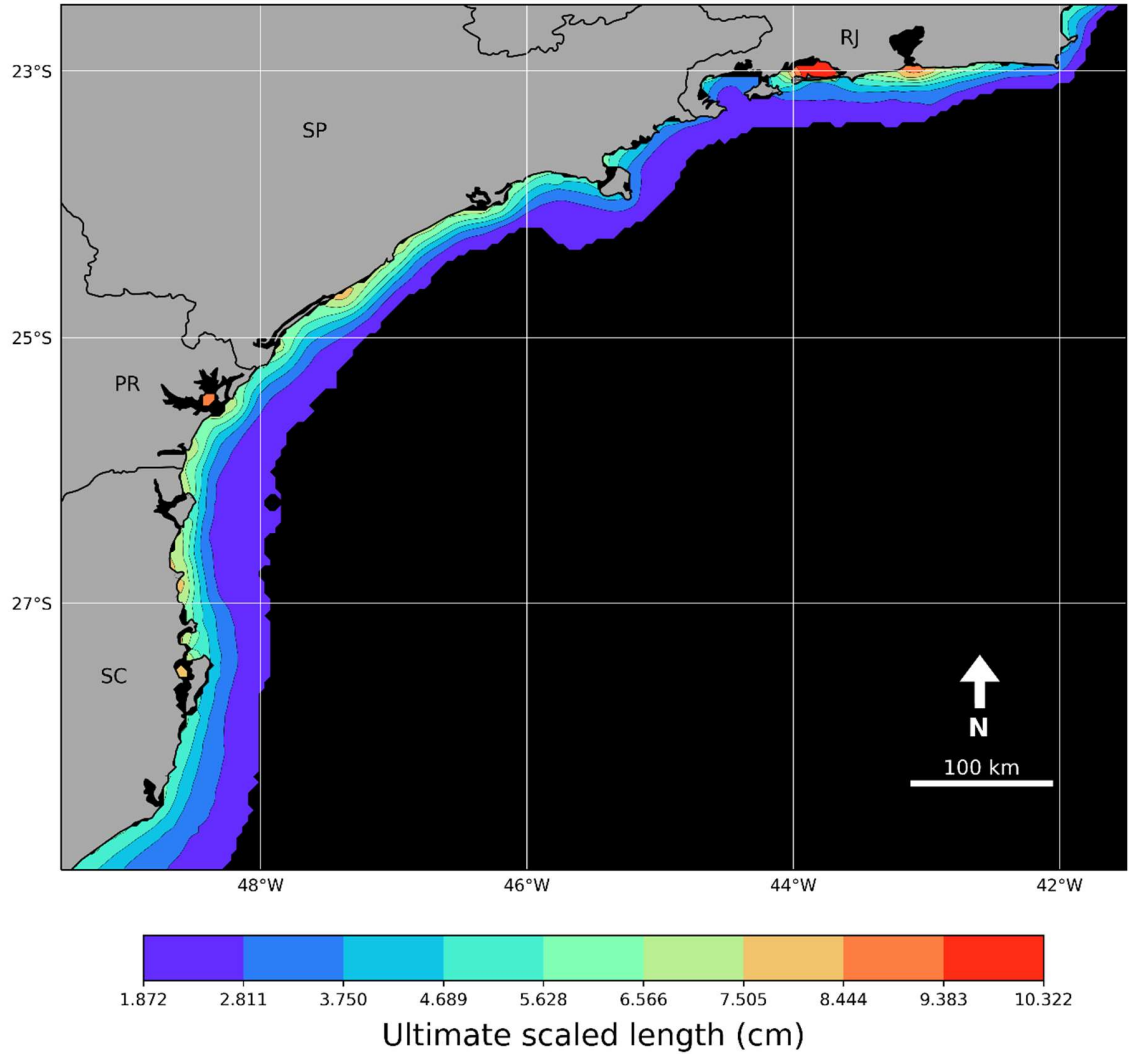


Figure 7. Spatialized Ultimate Size along the Southeastern Brazilian Shelf using mean values of Chlor-a and SST from 2002 to 2018.

The productivity index P seems to corroborate with the *P. perna* farming areas in the SC state region, towards its Northern coast in SC-2, and in between the SC-1 and the

mainland (Figure 8). In the PR state, two regions were highlighted. One is a relatively pristine region of PR-01 and an area with a major port in PR-02. In SP state, we identified interesting growth regions for the relatively pristine surroundings of SP-1 and SP-2 towards the South, and lower sizes in the northern coast near SP-3, consistent with the simulations from our X_K parameter estimation. And, in the state of Rio de Janeiro, we have two heavily polluted regions standing out, RJ-1 and RJ-2. Relevant production sites concentrate in areas near large organic matter exporting systems, like estuaries. Dissolved organic matter constantly outwelling from these systems is likely to be responsible for an increase in adjacent primary production (Dittmar et al., 2001; Jennerjahn and Ittekkot, 2002), which in turn, creates a scenario with higher food availability for primary consumers like *P. perna*.

The index proved useful in integrating different metabolic information and allowed us to spatialize a weighted productivity potential. This helped us visually identify relevant sites along the coast where this organism's growth metabolism performance is higher regardless of the actual growth rate and ultimate size values.

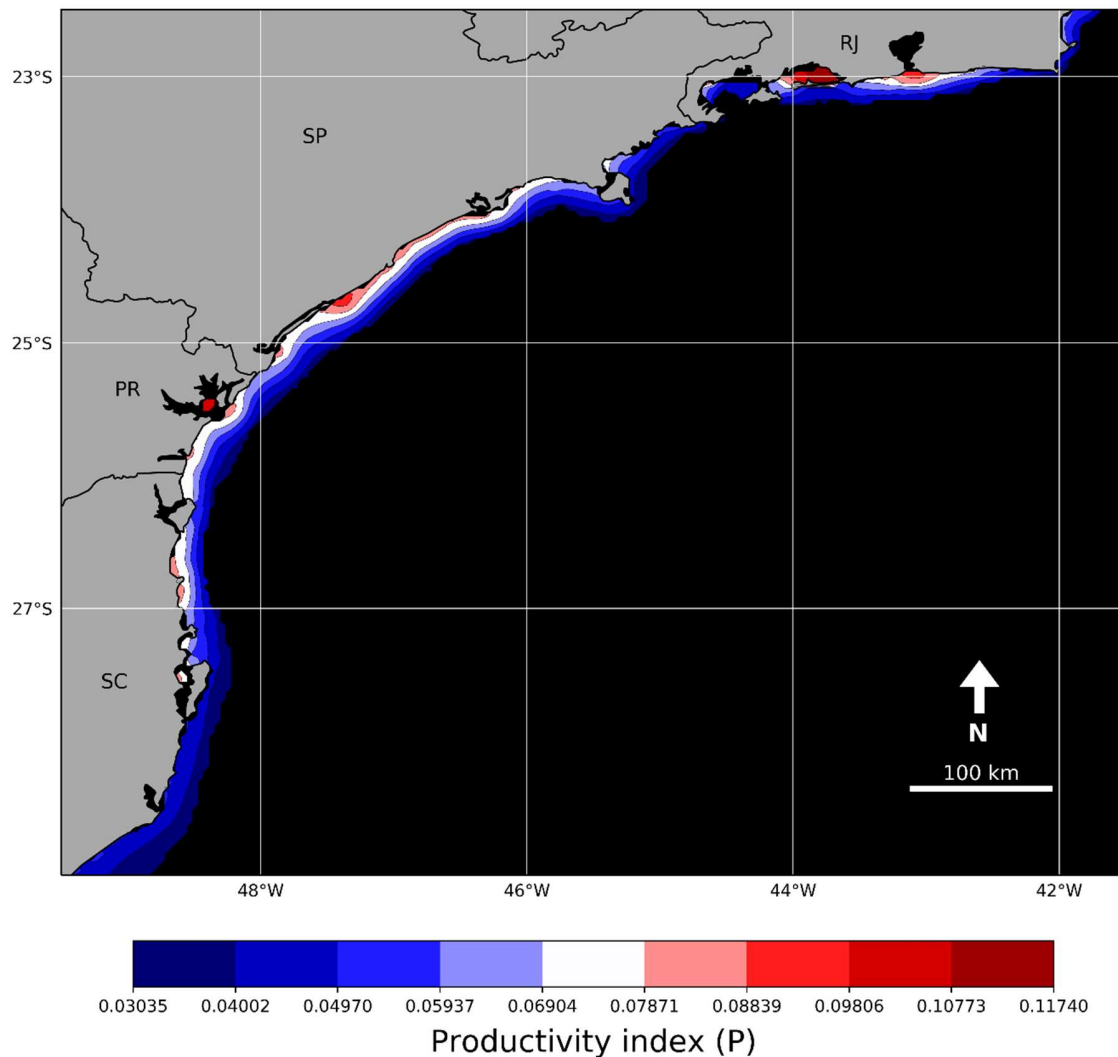


Figure 8. Spatialized Productivity index (P) along the Southeastern Brazilian Shelf using the mean values we obtained for growth rate and ultimate length.

There are possibilities for using such a technique to understand metabolic dynamics at a spatial level. From an ecosystem perspective, our data provides a regional assessment without the influence of environmental interactions such as competition, predation, or vertical zonation in rocky shores. The results show a spatial layer for the potential metabolic performance of an individual growing in specific conditions. This

provides a valuable unbiased base layer for modeling other interactions and helps understand the mechanisms of energy distribution in ecosystems, as field data is seldom free from other environmental drivers like ecological interactions.

We identified many regions with a potential for mussel farming. Those with good environmental conditions can be used as a strategy for regional social-economic development initiatives as proposed by Carranza et al. (2009) for South American mussels. In areas like the SP-1 and SP-2 regions, there are no large-scale mussel farming activities. Suplicy (2018) shows that mussel farming can provide high-quality food for the growing societal demand more sustainably, even suggesting the use of GIS for detecting suitable aquaculture sites. Our results with Integrated Coastal Zone Management can help the development of sectoral plans, creating institutional and legal frameworks that allow the local community to develop new income sources that rely on the environment. This can also have secondary effects like boosting interest in environmental conservation, as the need for marketable products involve farming in environmentally healthy areas, and creating a demand for effectively managing and increasing governance over these shared resources (Fidelman et al., 2017; Lebel et al., 2006). This model can also be useful in finding a balance between production costs and production yield in different scenarios, as done by Timmerman et al. (2014), using a bioeconomic model to predict the impact of environmental policies in mussel production in Denmark. This balance can be used to find solutions so the activity remains profitable for the local community in future scenarios. Understanding the key components of biological communities can be relevant in developing effective ecosystem-based management actions, and also serve as a compliment for marine spatial planning (Crowder and Norse, 2008).

Mussel farming in the impacted regions can benefit from using the mussel growth potential, as it provides other relevant ecosystem services (van der Schatte Olivier et al., 2018) like bioremediation and water clarification. This can be used as a means to control eutrophication and develop healthier environments (Kotta et al., 2020). The Dynamic Energy Budget simulation used in this study presents a good complement for many local-level analyses. Spatializing the model by using forcing variable inputs from remote sensing data allows for more efficient decision making, helping achieve a more beneficial

production by maximizing the societal and ecological benefits of production, as proposed by Blanchard et al. (2017).

Current man-driven environmental disturbances create a demand for these integrated assessments, giving us information about the effects of environmental variations on an organism's metabolism and life-history traits (Monaco and McQuaid, 2018; Sarà et al., 2014). As shown by Mangano et al. (2019), using a spatialized DEB model can also provide a valuable perspective for ecosystem-based management by understanding how variations like climate change affect economically relevant organisms. Our results show how energy is currently distributed along the SEBS coastal region, and how effective the transfer and use by a next trophic level can be within a mechanistic framework. In the face of climate change projections, understanding the effects of man-driven variations in our ecosystems can be key to effectively managing the ecosystems and building a more sustainable future (Harley et al., 2006).

Conclusion

Remotely sensing an organism's potential for metabolic performance is a versatile tool for understanding the environment. DEB simulations can be performed considering all its variables, like growth and size in this study, or even reproduction, oxygen consumption, and carbon content. Our study shows that there is great potential for processing large data-sets along with bioenergetic theories, allowing us to create usable knowledge such as highlighting regions of interest for mussels' growth performance. Ecosystem services provided by mussels are diverse, and effectively managing such regions can help achieve a more sustainable and efficient land and water use. This framework allows discussions to take place in a broader perspective, as using spatialized metabolic projections can help multiple sectors improve decision-making, spatial management, and simulate possible scenarios in a changing environment.

CAPÍTULO 3 - CONCLUSÕES GERAIS

Ao simular o modelo, é necessário compreender as particularidades específicas da teoria DEB para correção de temperatura, taxas de crescimento e comprimento final. Os valores obtidos na simulação do modelo dentro das condições regionais retornaram resultados otimistas para o uso do DEB na previsão de taxas de crescimento.

O modelo em questão avalia condições fisiológicas de organismos intrinsecamente complexos. É natural que a construção de um modelo genérico não capture todos os processos fisiológicos e comportamentos específicos de um organismo em particular, porém nossos resultados demonstram que essa ferramenta pode servir como uma poderosa simulação generalizada do metabolismo do indivíduo.

Nossos resultados possibilitam a visualização de uma camada espacial que representa o metabolismo de um indivíduo se desenvolvendo em uma determinada circunstância. Isso pode ser usado futuramente para relacionar com outras camadas que representam interações em níveis ecológicos superiores como competição, predação e até zonação em costões rochosos. A utilidade de uma camada em nível de metabolismo do indivíduo, sem a presença dessas interações pode ser valiosa quando estudamos os mecanismos por trás dessas interações.

Nosso trabalho evidencia que o uso de modelagem matemática integrado à capacidade de processamento computacional e sensoriamento remoto fornece uma boa perspectiva para transformar um grande volume de dados em conhecimento biológico utilizável para gestão. Oferecemos um novo ponto de vista sobre o potencial da espacialização de dados metabólicos em grande escala.

Dentro de um contexto de incerteza em relação aos fenômenos climáticos, e os contínuos impactos da ação antrópica sobre os ecossistemas, recorrer a tecnologia fornece um caminho interessante para visualizar o mundo em um ponto de vista diferente. Essas ferramentas tornam possível um olhar sistêmico e integrado, auxiliando na compreensão das dinâmicas naturais do presente e do passado, e projetando possíveis situações para nos precaver a cenários futuros.

REFERÊNCIAS

- Alfredini, P., Arasaki, E., do Amaral, R.F., 2008. Mean sea-level rise impacts on Santos Bay, Southeastern Brazil – physical modelling study. *Environ. Monit. Assess.* 144, 377–387. <https://doi.org/10.1007/s10661-007-0001-z>
- Angilletta Jr., M.J., 2009. *Thermal Adaptation. A theoretical and Empirical Synthesis*, Oxford University Press.
- Augustine, S., Kooijman, S.A.L.M., 2019. A new phase in DEB research. *J. Sea Res.* 143, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.06.003>
- Baas, J., Augustine, S., Marques, G.M., Dorne, J.-L., 2018. Dynamic energy budget models in ecological risk assessment: From principles to applications. *Sci. Total Environ.* 628–629, 249–260. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.058>
- Bertalanffy, L. von, 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.* 10, 181–213.
- Blanchard, J.L., Watson, R.A., Fulton, E.A., Cottrell, R.S., Nash, K.L., Bryndum-Buchholz, A., Büchner, M., Carozza, D.A., Cheung, W.W.L., Elliott, J., Davidson, L.N.K., Dulvy, N.K., Dunne, J.P., Eddy, T.D., Galbraith, E., Lotze, H.K., Maury, O., Müller, C., Tittensor, D.P., Jennings, S., 2017. Linked sustainability challenges and trade-offs among fisheries, aquaculture and agriculture. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1240–1249. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0258-8>
- Borthagaray, A.I., Carranza, A., 2007. Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica* 31, 243–250. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.10.008>
- Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y., Karatayev, V.A., 2012. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia* 685, 121–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0791-4>
- Carranza, A., Defeo, O., Beck, M., Castilla, J.C., 2009. Linking fisheries management and

- conservation in bioengineering species: The case of South American mussels (Mytilidae). *Rev. Fish Biol. Fish.* 19, 349–366. <https://doi.org/10.1007/s11160-009-9108-3>
- Carvalho, M., Ciotti, A.M., Giancesella, S.M.F., Corrêa, F.M.P.S., Perinotto, R.R.C., 2014. Bio-Optical Properties of the Inner Continental Shelf off Santos Estuarine System, Southeastern Brazil, and their Implications for Ocean Color Algorithm Performance. *Brazilian J. Oceanogr.* 62, 71–87. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592014044506202>
- Castro, B.M. de, Miranda, L.B. de, Miyao, S.Y., 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Bol. do Inst. Ocean.* 35, 135–151.
- Cheng, M.C.F., Tan, A.L.S., Rinaldi, A., Giacoletti, A., Sarà, G., Williams, G.A., 2018. Predicting effective aquaculture in subtropical waters: A dynamic energy budget model for the green lipped mussel, *Perna viridis*. *Aquaculture* 495, 749–756. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.04.008>
- Comeau, L.A., Pernet, F., Tremblay, R., Bates, S.S., Leblanc, A., 2008. Comparison of eastern oyster (*Crassostrea virginica*) and blue mussel (*Mytilus edulis*) filtration rates at low temperatures. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2810 1, 11.
- Conti, L.A., Furtado, V.V., 2006. Geomorfologia da Plataforma Continental do Estado de São Paulo. *Rev. Bras. Geociências* 36, 305–312. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2006362305312>
- Cranford, P.J., Ward, J.E., Shumway, S.E., 2011. Bivalve Filter Feeding: Variability and Limits of the Aquaculture Biofilter, in: *Shellfish Aquaculture and the Environment*. pp. 81–124. <https://doi.org/10.1002/9780470960967.ch4>
- Crowder, L., Norse, E., 2008. Essential ecological insights for marine ecosystem-based management and marine spatial planning. *Mar. Policy* 32, 772–778. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.03.012>

- Dame, R.F., 2012. Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach, 2nd Editio. ed. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Davies, J.L., 1964. A morphogenic approach to world shorelines. *Zeitschrift fur Geomorphol.* 8, 127–44.
- de Mahiques, M.M., Hanebuth, T.J.J., Martins, C.C., Montoya-Montes, I., Alcántara-Carrió, J., Figueira, R.C.L., Bicego, M.C., 2016. Mud depocentres on the continental shelf: a neglected sink for anthropogenic contaminants from the coastal zone. *Environ. Earth Sci.* 75, 44. <https://doi.org/10.1007/s12665-015-4782-z>
- Dittmar, T., Lara, R.J., Kattner, G., 2001. River or mangrove? Tracing major organic matter sources in tropical Brazilian coastal waters. *Mar. Chem.* 73, 253–271. [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(00\)00110-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(00)00110-9)
- FAO, 2016. The state of world fisheries and aquaculture, Contributing to food security and nutrition for all. Food and Agriculture Organization.
- Fidelman, P., Van Tuyen, T., Nong, K., Nursey-Bray, M., 2017. The institutions-adaptive capacity nexus: Insights from coastal resources co-management in Cambodia and Vietnam. *Environ. Sci. Policy* 76, 103–112. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2017.06.018>
- Filgueira, R., Guyondet, T., Comeau, L.A., Grant, J., 2014. A fully-spatial ecosystem-DEB model of oyster (*Crassostrea virginica*) carrying capacity in the Richibucto Estuary, Eastern Canada. *J. Mar. Syst.* 136, 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.03.015>
- Fontes, R.F.C., Castro, B.M. de, 2017. Currents on the continental shelf adjacent to the Laje de Santos (SP, Brazil). *Brazilian J. Oceanogr.* 65, 595–604. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592017130206504>
- Foster-Smith, R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 17, 1–22.

[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(75\)90075-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(75)90075-1)

Goedegebuure, M., Melbourne-Thomas, J., Corney, S.P., Hindell, M.A., Constable, A.J., 2017. Beyond big fish: The case for more detailed representations of top predators in marine ecosystem models. *Ecol. Modell.* 359, 182–192. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.04.004>

Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.* 9, 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>

Harte, J., Smith, A.B., Storch, D., 2009. Biodiversity scales from plots to biomes with a universal species-area curve. *Ecol. Lett.* 12, 789–797. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01328.x>

Hof, C., Dehling, D.M., Bonn, A., Burgess, N.D., Eigenbrod, F., Harfoot, M.B.J., Hickler, T., Jetz, W., Marquard, E., Pereira, H.M., Böhning-Gaese, K., 2016. Macroecology meets IPBES. *Front. Biogeogr.* 7, 155–167. <https://doi.org/10.21425/F5FBG28888>

Hughes, R.N., 1993. Reefs, in: Barnes, R.S.K., Mann, K.H. (Eds.), *Fundamentals of Aquatic Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford, UK, pp. 213–29.

James, M.R., Weatherhead, M.A., Ross, A.H., 2001. Size-specific clearance, excretion, and respiration rates, and phytoplankton selectivity for the mussel *Perna canaliculus* at low levels of natural food. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 35, 73–86. <https://doi.org/10.1080/00288330.2001.9516979>

Jennerjahn, T.C., Ittekkot, V., 2002. Relevance of mangroves for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Naturwissenschaften*. <https://doi.org/10.1007/s00114-001-0283-x>

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers, in: *Ecosystem Management*. Springer New York, New York, NY, pp. 130–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14

- Jones, H.D., Richards, O.G., Southern, T.A., 1992. Gill dimensions, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 155, 213–237. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90064-H](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90064-H)
- Kearney, M., 2012. Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Funct. Ecol.* 26, 167–179. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01917.x>
- Kearney, M.R., Matzelle, A., Helmuth, B., 2012. Biomechanics meets the ecological niche: the importance of temporal data resolution. *J. Exp. Biol.* 215, 1422–1424. <https://doi.org/10.1242/jeb.072249>
- Kittner, C., Riisgård, H.U., 2005. Effect of temperature on filtration rate in the mussel *Mytilus edulis*: No evidence for temperature compensation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305, 147–152. <https://doi.org/10.3354/meps305147>
- Kooijman, B., 2009. Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation, 3rd Editio. ed, Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation, Third Edition. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511805400>
- Kooijman, S.A.L.M., 2014. Metabolic acceleration in animal ontogeny: An evolutionary perspective. *J. Sea Res.* 94, 128–137. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.06.005>
- Kooijman, S.A.L.M., 2006. Pseudo-faeces production in bivalves. *J. Sea Res.* 56, 103–106. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.003>
- Kooijman, S.A.L.M., 1986. Energy budgets can explain body size relations. *J. Theor. Biol.* 121, 269–282. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(86\)80107-2](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80107-2)
- Kotta, J., Futter, M., Kaasik, A., Liversage, K., Rätsep, M., Barboza, F.R., Bergström, L., Bergström, P., Bobsien, I., Díaz, E., Herkül, K., Jonsson, P.R., Korpinen, S., Kraufvelin, P., Krost, P., Lindahl, O., Lindegarth, M., Lyngsgaard, M.M., Mühl, M., Sandman, A.N., Orav-Kotta, H., Orlova, M., Skov, H., Rissanen, J., Šiaulyš, A., Vidakovic, A., Virtanen, E., 2020. Cleaning up seas using blue growth initiatives:

- Mussel farming for eutrophication control in the Baltic Sea. *Sci. Total Environ.* 709. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136144>
- Larsen, P.S., Riisgård, H.U., 2009. Viscosity and not biological mechanisms often controls the effects of temperature on ciliary activity and swimming velocity of small aquatic organisms. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 381, 67–73. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.09.021>
- Lebel, L., Anderies, J.M., Campbell, B., Folke, C., Hatfield-Dodds, S., Hughes, T.P., Wilson, J., 2006. Governance and the capacity to manage resilience in regional social-ecological systems. *Ecol. Soc.* 1.
- Lika, K., Augustine, S., Kooijman, S.A.L.M., 2019. Body size as emergent property of metabolism. *J. Sea Res.* 143, 8–17. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.04.005>
- Lopes, S.G.B.C., Fonseca, M.L., 2008. O mexilhão *Perna perna* - taxonomia, morfologia e anatomia funcional, in: Resgalla Jr, C., Weber, L.I., Conceição, M.B. (Eds.), *O Mexilhão Perna Perna*(L.): Biologia, Ecologia e Aplicações. Editora Interciência, Rio de Janeiro, RJ, pp. 1–23.
- Mangano, M.C., Giacoletti, A., Sarà, G., 2019. Dynamic Energy Budget provides mechanistic derived quantities to implement the ecosystem based management approach. *J. Sea Res.* 143, 272–279. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.05.009>
- Marques, G.M., Augustine, S., Lika, K., Pecquerie, L., Domingos, T., Kooijman, S.A.L.M., 2018. The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. *PLOS Comput. Biol.* 14, e1006100. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006100>
- Marques, H.L. de A., Pereira, R.T.L., Correa, B.C., 1991. Crescimento de mexilhões *Perna perna* (Linnaeus, 1758) em populações naturais no litoral norte de Ubatuba (SP), Brasil. *Bol. do Inst. Pesca* 18, 61–72.
- Marquet, P.A., Allen, A.P., Brown, J.H., Dunne, J.A., Enquist, B.J., Gillooly, J.F., Gowaty, P.A., Green, J.L., Harte, J., Hubbell, S.P., O'Dwyer, J., Okie, J.G., Ostling, A., Ritchie,

- M., Storch, D., West, G.B., 2014. On theory in ecology. *Bioscience* 64, 701–710. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu098>
- Mayer-Pinto, M., Ignacio, B.L., Széchy, M.T.M., Viana, M.S., Curbelo-Fernandez, M.P., Lavrado, H.P., Junqueira, A.O.R., Vilanova, E., Silva, S.H.G., 2012. How Much Is Too Little to Detect Impacts? A Case Study of a Nuclear Power Plant. *PLoS One* 7, e47871. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047871>
- Miyashita, L.K., de Melo Junior, M., Lopes, R.M., 2009. Estuarine and oceanic influences on copepod abundance and production of a subtropical coastal area. *J. Plankton Res.* 31, 815–826. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp039>
- Monaco, C.J., McQuaid, C.D., 2018. Applicability of Dynamic Energy Budget (DEB) models across steep environmental gradients. *Sci. Rep.* 8, 16384. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34786-w>
- Montalto, V., Rinaldi, A., Sarà, G., 2015. Life history traits to predict biogeographic species distributions in bivalves. *Sci. Nat.* 102, 61. <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1313-4>
- Muto, E., Soares, L., Sarkis, J., Hortellani, M., Petti, M., Corbisier, T., 2014. Biomagnification of mercury through the food web of the Santos continental shelf, subtropical Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 512, 55–69. <https://doi.org/10.3354/meps10892>
- Muxugata, E., Montú, M.A., 1999. Os cladocera da Plataforma Continental Sudeste brasileira: distribuição, densidade e biomassa (Inverno de 1995). *Nauplius* 7, 151–172.
- Odum, E.P., 1968. Energy flow: A historical review. *Am. Zool.* 8, 11–18.
- Pecquerie, L., 2008. Bioenergetic modelling of growth, development and reproduction of small pelagic fish: the Bay of Biscay anchovy. *Agrocampus Rennes & Vrije Universiteit*.

- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., Alunno-Bruscia, M., 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *J. Sea Res.* 56, 156–167. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.007>
- Resgalla, C., Brasil, E.D.S., Salomão, L.C., 2007. The effect of temperature and salinity on the physiological rates of the mussel *Perna perna* (Linnaeus 1758). *Brazilian Arch. Biol. Technol.* 50, 543–556.
- Resgalla Jr, C., Weber, L.I., Conceição, M.B., 2008. O mexilhão *Perna perna* (L.): biologia, ecologia e aplicações. Editora Interciência, Rio de Janeiro, RJ.
- Rinaldi, A., Montalto, V., Manganaro, A., Mazzola, A., Mirto, S., Sanfilippo, M., Sarà, G., 2014. Predictive mechanistic bioenergetics to model habitat suitability of shellfish culture in coastal lakes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 144, 89–98. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.04.013>
- Sàrà, G., Palmeri, V., Montalto, V., Rinaldi, A., Widdows, J., 2013. Parameterisation of bivalve functional traits for mechanistic eco-physiological dynamic energy budget (DEB) models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 480, 99–117. <https://doi.org/10.3354/meps10195>
- Sàrà, G., Rinaldi, A., Montalto, V., 2014. Thinking beyond organism energy use: a trait-based bioenergetic mechanistic approach for predictions of life history traits in marine organisms. *Mar. Ecol.* 35, 506–515. <https://doi.org/10.1111/maec.12106>
- Saraiva, S., van der Meer, J., Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., 2011. Modelling feeding processes in bivalves: A mechanistic approach. *Ecol. Modell.* 222, 514–523. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.031>
- Schoolfield, R.M., Sharpe, P.J.H., Magnuson, C.E., 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88, 719–731. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90246-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90246-0)
- Smaal, A.C., Widdows, J., 1994. The scope for growth of bivalves as an integrated

- response parameter in biological monitoring., in: Kramer KJM (Ed.), *Biomonitoring of Coastal Waters*.
- Somveille, M., Rodrigues, A.S.L., Manica, A., 2018. Energy efficiency drives the global seasonal distribution of birds. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 962–969. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0556-9>
- Sousa, T., Domingos, T., Poggiale, J.-C., Kooijman, S.A.L.M., 2010. Dynamic energy budget theory restores coherence in biology. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 3413–3428. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0166>
- Strohmeier, T., Strand, Ø., Cranford, P., 2009. Clearance rates of the great scallop (*Pecten maximus*) and blue mussel (*Mytilus edulis*) at low natural seston concentrations. *Mar. Biol.* 156, 1781–1795. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1212-3>
- Suplicy, F.M., 2018. A review of the multiple benefits of mussel farming. *Rev. Aquac.* <https://doi.org/10.1111/raq.12313>
- Széchy, M.T.M. de, Koutsoukos, V. de S., Barboza, C.A. de M., 2017. Long-term decline of brown algal assemblages from southern Brazil under the influence of a nuclear power plant. *Ecol. Indic.* 80, 258–267. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.05.019>
- Tagliarolo, M., Montalto, V., Sarà, G., Lathlean, J., McQuaid, C., 2016. Low temperature trumps high food availability to determine the distribution of intertidal mussels *Perna perna* in South Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 558, 51–63. <https://doi.org/10.3354/meps11876>
- Teal, L.R., van Hal, R., van Kooten, T., Ruardij, P., Rijnsdorp, A.D., 2012. Bio-energetics underpins the spatial response of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and sole (*Solea solea* L.) to climate change. *Glob. Chang. Biol.* 18, 3291–3305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02795.x>
- Teixeira, C., Gaeta, S.A., 1991. Variação nictemeral de clorofila-a, produção primária do fitoplâncton e fatores ambientais da região de Ubatuba. *Bol. do Inst. Ocean.* 39, 15–

24.

- Teixeira, T.P., Neves, L.M., Araújo, F.G., 2009. Effects of a nuclear power plant thermal discharge on habitat complexity and fish community structure in Ilha Grande Bay, Brazil. *Mar. Environ. Res.* 68, 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.06.004>
- Thomas, Y., Mazurié, J., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Bouget, J.-F., Gohin, F., Pouvreau, S., Struski, C., 2011. Modelling spatio-temporal variability of *Mytilus edulis* (L.) growth by forcing a dynamic energy budget model with satellite-derived environmental data. *J. Sea Res.* 66, 308–317. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.04.015>
- Timmermann, K., Dinesen, G.E., Markager, S., Ravn-Jensen, L., Bassompierre, M., Roth, E., Støttrup, J.G., 2014. Development and Use of a Bioeconomic Model for Management of Mussel Fisheries under Different Nutrient Regimes in the Temperate Estuary of the Limfjord, Denmark. *Ecol. Soc.* 19, art14. <https://doi.org/10.5751/ES-06041-190114>
- Turner, W., Rondinini, C., Pettorelli, N., Mora, B., Leidner, A.K., Szantoi, Z., Buchanan, G., Dech, S., Dwyer, J., Herold, M., Koh, L.P., Leimgruber, P., Taubenboeck, H., Wegmann, M., Wikelski, M., Woodcock, C., 2015. Free and open-access satellite data are key to biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 182, 173–176. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.048>
- van der Schatte Olivier, A., Jones, L., Vay, L. Le, Christie, M., Wilson, J., Malham, S.K., 2018. A global review of the ecosystem services provided by bivalve aquaculture. *Rev. Aquac.* <https://doi.org/10.1111/raq.12301>
- Vihervaara, P., Franzese, P.P., Buonocore, E., 2019. Information, energy, and eco-exergy as indicators of ecosystem complexity. *Ecol. Modell.* 395, 23–27. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.01.010>
- Vilanova, E., 2004. The impact of a nuclear power plant discharge on the sponge

community of a tropical bay (SE Brazil). BMIB - Boll. dei Musei e degli Ist. Biol. 68.

Widdows, J., Fieth, P., Worrall, C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 50, 195–207. <https://doi.org/10.1007/BF00394201>